


Dugesiana, Año 28, No. 2, (julio-diciembre, segundo semestre de 2021), es una publicación semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, http://148.202.248.171/dugesiana/index.php/DUG/index, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete-Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007-9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete-Heredia, Editor y Ana Laura González-Hernández, Asistente Editorial. Fecha de la última modificación 1 de julio de 2021, con un tiraje de un ejemplar.

*Dugesiana 28(2): 175-220*
*Fecha de publicación: 1 julio 2021*

ISSN 1405-4094 (edición impresa)
ISSN 2007-9133 (edición online)
http://zoobank.org/A66CA493-2F7B-42F6-8BD7-09C5880B0501

**Artículo**

# El género *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae) de México

## The genus *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae) of Mexico

**Victor Moctezuma**
Investigador independiente, Puebla, Puebla, MÉXICO abadonjvpm@hotmail.com,
ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4532-0302

**RESUMEN**

Se utilizó información proveniente de literatura para compilar el listado de la fauna de *Onthophagus* de México. Se encontraron un total de 120 especies, de las cuales 85 son endémicas de México. Se incluyen los patrones de distribución originalmente propuestos por Halffter (1964) y comentarios adicionales para la mayoría de las especies. Se encontraron registros de especies para todos los estados de la República Mexicana, con excepción de Baja California. México es el centro de diversificación de *Onthophagus* de América, con aproximadamente el 62% de las especies descritas para el continente. Oaxaca es el estado con mayor riqueza de especies y mayor número de endemismos. Se discuten los factores que promovieron la diversificación de *Onthophagus* en México. *Onthophagus mesoamericanus* Zunino y Halffter, 1988 es resucitado de la sinonimia previa.
**Palabras clave**: Scarabaeinae, Onthophagini, escarabajos del estiércol, Zona de Transición Mexicana, Paleoamericano, Boreotropical, endemismo, montañas.

**ABSTRACT**

Data from literature was gathered to compile the checklist of the fauna of *Onthophagus* of Mexico. A total amount of 120 species was found, with 85 endemics to Mexico. The distributional pattern as originally proposed by Halffter (1964) and commentaries of the majority of the species are provided. Records of species were found for all the Mexican States, except for Baja California. Mexico is the diversification center of *Onthophagus* in America, with ca. 62% of the described species of the continent. Oaxaca is the richest state and the only one with the greater number of endemisms. The factors that drove the diversification of *Onthophagus* in Mexico are discussed. *Onthophagus mesoamericanus* Zunino y Halffter, 1988 is resurrected from previous synonymy.
**Key words**: Scarabaeinae, Onthophagini, dung beetles, Mexican Transition Zone, Paleoamerican, Boreotropical, endemism, mountains.

*Onthophagus* Latreille, 1802 es un grupo de organismos realmente notable, pues al estar integrado por más de 2200 especies es indudablemente uno de los géneros de animales más diversos del Mundo (Howden y Cartwright 1963; Breeschoten *et al*. 2016; Schoolmeesters 2021). *Onthophagus* es considerado como un género cuasi cosmopolita, estando ausente únicamente en la Antártida, y pudiéndose encontrar en todos los ecosistemas desde el nivel del mar hasta los 5000 m.s.n.m.; siendo típicamente moradores del suelo, frecuentando ocasionalmente el dosel, o incluso siendo habitantes de madrigueras y cuevas (Cambefort 1991; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Zunino y Halffter 2007; Moctezuma y Halffter 2021). Los *Onthophagus* son usualmente reconocidos por sus hábitos coprófagos, aunque numerosas especies pueden recurrir a la necrofagia, saprofagia o micofagia (Halffter y Matthews 1966; Anduaga 2000; Halffter y Halffter 2009; Moretto 2010; Moctezuma *et al*. 2016a; Joaqui *et al*. 2019), por lo que proveen servicios ambientales clave a los ecosistemas naturales y antropizados, y son ampliamente recomendados como indicadores biológicos (Nichols *et al*. 2007; 2008; Lumaret *et al*. 2020).

Se ha reconocido que el género *Onthophagus* no es un grupo monofilético en su actual conformación, pero las especies presentes en el continente americano sí comparten un ancestro en común (Breeschoten *et al*. 2016; Philips 2016; Tarasov y Dimitrov 2016; Schwery y O'Meara 2021), lo que contradice la idea de que las especies americanas de *Onthophagus* se originaron a partir de al menos 20 ancestros distintos (Howden y Gill 1993). El género *Onthophagus* tiene una presencia notable en el continente americano donde se localizan más de 190 especies (Moctezuma y Halffter 2021), que actualmente se distribuyen desde el extremo sur de Canadá hasta la región central de Argentina (Howden y Cartwright 1963; Zunino y Halffter 1997; Rossini *et al*. 2018a; Moctezuma y Halffter 2021), aunque existe evidencia que sugiere que el género se encontraba hasta el sur de Chile en periodos geológicos anteriores (Tello *et al*. 2021). Las especies americanas de *Onthophagus* han sido clasificadas tradicionalmente en distintos grupos de especies (Zunino y Halffter 1988a; 1997; Howden y Gill, 1993; Kohlmann y Solís, 2001). Sin embargo, estudios filogenéticos recientes apoyan la idea de que los grupos de especies de *Onthophagus* de América son grupos no naturales (Moctezuma *et al*. 2019; Schwery y O'Meara 2021).

El estudio de los *Onthophagus* del continente americano no ha sido uniforme, pues un número limitado de países se ha reconocido por concentrar los mayores esfuerzos para el conocimiento de su fauna. De esta forma, Canadá (Howden y Cartwright 1963), Estados Unidos (Howden y Cartwright 1963; Zunino y Halffter 1988a), México (Zunino y Halffter

1988a; Zunino 2003), Costa Rica (Kohlmann y Solís 2001) y Panamá (Howden y Young 1981; Howden y Gill 1987; Delgado y Curoe 2014) destacan por ser los mejor estudiados con respecto a su fauna de *Onthophagus*. Además, los estudios sobre el género *Onthophagus* no suelen ser muy frecuentes y existen pocos especialistas capacitados para su determinación taxonómica. En consecuencia, el presente trabajo se centrará particularmente en el estudio de los *Onthophagus* de México.

El primer intento moderno de sintetizar la fauna de *Onthophagus* de México fue hecho por Zunino (2003), que fue ampliado por la contribución de Pulido-Herrera y Zunino (2007) sobre los *Onthophagus* de América. Además, los *Onthophagus* de México han recibido particular atención en años recientes, lo que se ha visto reflejado en numerosos cambios taxonómicos y en la descripción de numerosas especies nuevas. Sin embargo, las recientes aportaciones al conocimiento de los *Onthophagus* de México suelen ser parte de estudios dispersos y fragmentarios (Rossini *et al*. 2018a). En consecuencia, el objetivo del presente estudio es actualizar el listado de especies de México; así como sintetizar los numerosos cambios taxonómicos y nomenclaturales que han surgido recientemente en la literatura sobre este género.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Para compilar el listado actualizado de *Onthophagus* de México fueron utilizadas como línea base las aportaciones de Zunino (2003) y Pulido-Herrera y Zunino (2007), además de que se realizó una búsqueda extensiva de literatura que contiene información relevante sobre las especies distribuidas en el país, las cuales serán citadas. Como se mencionó en la sección introductoria, *Onthophagus* ha sido incluido tradicionalmente en distintos grupos de especies. Aunque se reconoce la utilidad de los grupos de especies para facilitar la determinación taxonómica de *Onthophagus*, estos grupos no representan unidades evolutivas monofiléticas (Moctezuma *et al*. 2019; Schwery y O'Meara 2021), por lo que el presente listado seguirá un orden alfabético y los grupos de especies serán omitidos. Es probable que la clasificación infragenérica actual de los *Onthophagus* de América sea abruptamente modificada o que caiga en desuso en años próximos, tal como ocurrió con los grupos propuestos por Boucomont (1932).

Además de las especies nativas presentes en México, se incluyen los distintos sinónimos, subespecies, registros erróneos o dudosos, algunos nombres no disponibles, y la distribución conocida de cada especie. Para referir a los estados que integran a la República Mexicana, se utilizaron las siguientes abreviaturas: Aguascalientes (AGS), Baja California Sur (BJS), Ciudad de México (CDMX), Campeche (CAM), Chiapas (CHIS), Chihuahua (CHIH), Coahuila (COA), Colima (COL), Durango (DGO), Estado de México (EDOMEX), Guerrero (GRO), Guanajuato (GTO), Hidalgo (HGO), Jalisco (JAL), Michoacán (MICH), Morelos (MOR), Nayarit (NAY), Nuevo León (NL), Oaxaca (OAX), Puebla (PUE), Quintana Roo (QR), Querétaro (QRO), Sinaloa (SIN), Sonora (SON), San Luis Potosí (SLP), Tabasco (TAB), Tamaulipas (TAM), Tlaxcala (TLA), Veracruz (VER), Yucatán (YUC), Zacatecas (ZAC).

También es importante mencionar que dentro de la composición del listado se va hacer referencia al patrón de distribución que corresponde con cada especie, tomando en consideración el criterio propuesto originalmente por Halffter (1964), que ha sido sintetizado y ampliado por numerosos estudios posteriores (Zunino y Halffter 1988; Halffter *et al*. 1995; 2008; 2012; 2019; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Moctezuma y Halffter 2019a; Morrone 2020).

## RESULTADOS

**Listado de especies de *Onthophagus* de México**

*Onthophagus* Latreille, 1802: 20

1. *O. acuminatus* Harold, 1880

    CHIS, OAX, VER; Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú.

    *Onthophagus acuminatus* Harold, 1880: 30; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Paulian 1933; 1936; Blackwelder 1944; Pereira y Halffter 1961; Halffter y Matthews 1966; Vulcano y Pereira 1967; Howden y Young 1981; Gill 1991; Escobar y Medina 1996; Delgado 1997; Emlen 1997; Hunt y Simmons 1997; Zunino y Halffter 1997; Nijhout y Emlen 1998; Emlen y Nijhout 2000; Escobar 2000; 2004; Escobar y Chacón de Ulloa 2000; Moczek y Emlen 2000; Barbero 2001; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Hernández *et al*. 2003; Sansom 2003; Zunino 2003; Krajcik 2006; Kohlmann *et al*. 2007; Noriega *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Escobar *et al*. 2008; Navarrete y Halffter 2008; Halffter y Halffter 2009; Martínez *et al*. 2009; Medina y Pulido 2009; Granados *et al*. 2010; Carvajal *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Knell 2011; Philips 2011; Solís *et al*. 2011; Tarasov y Solodovnikov 2011; Cultid-Medina *et al*. 2012; Pereira y Kohlmann 2012; Solís y Kohlmann 2012; Arellano *et al*. 2013; Delgado y Curoe 2014; Medina y González 2014; González-Alvarado y Medina 2015; González-Alvarado *et al*. 2015; Ratcliffe *et al*. 2015; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Chamorro *et al*. 2018; 2019; Rossini *et al*. 2018a; Amell-Caez *et al*. 2019; Ramírez-Ponce *et al*. 2019; Sánchez-Huerta *et al*. 2019; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Moctezuma 2021; Noriega *et al*. 2021; Schwery y O'Meara 2021; Whitworth *et al*. 2021.

    Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

    Comentarios: Es necesario actualizar la distribución de esta especie, ya que actualmente se encuentra en revisión (Rossini *et al*. 2018a; 2018b).

2. *O. alluvius* Howden y Cartwright, 1963

    HGO, NL, OAX, PUE; QRO, SLP, TAM; Estados Unidos.

    *Onthophagus alluvius* Howden y Cartwright, 1963: 65; Halffter y Matthews 1966; Edmonds y Halffter 1978; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997;

Zunino 2003; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; 2012; Martínez-H *et al*. 2010; Barragán *et al*. 2011; Ramírez-Restrepo y Halffter 2016; Márquez *et al*. 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Bezanson y Floate 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

3. *O. altivagans* Howden y Génier, 2004

DGO, SON; Estados Unidos.

*Onthophagus altivagans* Howden y Génier, 2004: 71; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

4. *O. anewtoni* Howden y Génier, 2004

CHIS, GRO, JAL, ¿MOR? OAX, ¿PUE?

*Onthophagus anewtoni* Howden y Génier, 2004: 55; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Sánchez-Hernández y Gómez 2018; Moctezuma y Halffter 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

Comentarios: Esta especie probablemente ha sido citada como *O. championi* en los estados de Puebla y Morelos (Moctezuma y Halffter 2021).

5. *O. anthracinus* Harold, 1873

CHIS, OAX, PUE, VER; Guatemala, Belice, Honduras, Costa Rica, Panamá.

*Onthophagus anthracinus* Harold, 1873: 104; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Halffter y Matthews 1966; Deloya 1992b; Thomas 1993; Zunino y Halffter 1997; Kohlmann y Solís 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Kohlmann *et al*. 2007; 2018; 2020; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Creedy y Mann 2011; Deloya-López 2011; Inward *et al*. 2011; Delgado *et al*. 2012b; Solís y Kohlmann 2012; Sánchez-Hernández *et al*. 2017; 2020; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Rodríguez-López *et al*. 2019; Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Arriaga-Jiménez *et al*. (2019) erróneamente sugieren que presentaron registros nuevos de país para esta especie en Guatemala: “The following specimens represent country records for Guatemala”. Arriaga-Jiménez *et al*. (2019) omitieron el hecho de que Harold (1873) describió originalmente a esta especie de Guatemala, mientras que Kohlmann y Solís (2001) y Pulido-Herrera y Zunino (2007) también citaron a *O. anthracinus* en ese país.

6. *O. asperodorsatus* Howden y Gill, 1993

VER.

*Onthophagus asperodorsatus* Howden y Gill, 1993: 1095; Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Zunino y Halffter 1997; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya-López 2011; Génier 2017; Delgado y Mora-Aguilar 2019; Moctezuma y Halffter 2019b; Salomão *et al*. 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

7. *O. atriglabrus* Howden y Gill, 1987

CHIS; Costa Rica, Panamá, Colombia.

*Onthophagus atriglabrus* Howden y Gill, 1987: 218; Delgado y Deloya 1990; Gill 1991; Escobar y Medina 1996; Delgado 1995; Zunino y Halffter 1997; Escobar 2000; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Neita *et al*. 2003; Krajcik 2006; Kohlmann *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter y Halffter 2009; Solís y Kohlmann 2012; Delgado y Curoe 2014; Sánchez-Hernández y Gómez 2018.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

8. *O. aureofuscus* Bates, 1887

HGO, OAX, PUE, TLA, VER.

*Onthophagus aureofuscus* Bates, 1887: 81; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Zunino y Halffter 1988a; Deloya 1992b; Martín-Piera y Lobo 1993; Halffter *et al*. 1995; 2008; 2019; Lobo y Halffter 2000; Zunino 2003; Krajcik 2006; Escobar *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Ramírez-Ponce *et al*. 2009; Aragón-García *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Morón *et al*. 2013; Moctezuma *et al*. 2016b; Márquez *et al*. 2017; Arriaga-Jiménez *et al*. 2018; Kohlmann *et al*. 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Alvarado *et al*. 2020; Moctezuma y Halffter 2020a; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Deloya-López (2011) utilizó la grafía posterior incorrecta “*aerofuscus*” para referirse a esta especie. Autores anteriores han sugerido que esta especie se encuentra en peligro de extinción o casi amenazada de acuerdo con los criterios de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (ver detalles en Escobar-Hernández *et al*. 2019). Sin embargo, no hay evidencia para considerar que *O. aureofuscus* está próximo a satisfacer los requisitos para estar incluida en tales categorías de riesgo. Para empezar, *O. aureofuscus* es una especie de amplia distribución en la región central de México, con una extensión de ocupación mayor a 30,000 km$^2$ (ver distribución en Moctezuma y Halffter 2020a). Por otra parte, *O. aureofuscus* puede considerarse como una especie relativamente abundante (Martín-Piera y Lobo 1993; Ramírez-Ponce *et al*. 2009; Moctezuma *et al*. 2016a; 2016b; Arriaga-Jiménez *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Salomão *et al*. 2021), que incluso llega a presentar una

dominancia completa del ensamble de Scarabaeinae presente en algunas montañas del centro de México (Moctezuma *et al*. 2016a; 2016b). Finalmente, es posible que la abundancia de esta especie se incremente en algunos ambientes de montaña que han sido perturbados por actividades antropogénicas de moderada intensidad (Moctezuma *et al*. 2016a; 2016b). Por lo tanto, esta especie debería estar considerada dentro de la categoría de preocupación menor.

9. *O. aztecus* Zunino y Halffter, 1988
CDMX, MOR.
*Onthophagus aztecus* Zunino y Halffter, 1988a: 157; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Halffter *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Los registros de *O. aztecus* en Puebla (Aragón-García *et al*. 2011; Morón *et al*. 2013) corresponden a *O. bolivari*.

10. *O. bajacalifornianus* Moctezuma y Halffter, 2019
BCS.
*Onthophagus bajacalifornianus* Moctezuma y Halffter, 2019a: 2060 (Figura 1); Morrone 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano bajacaliforniano.

11. *O. bassariscus* Zunino y Halffter, 1988
GRO.
*Onthophagus bassariscus* Zunino y Halffter, 1988a: 60; 2007; Halffter y Matthews 1966 (citado como especie nueva sin describir); Delgado 1999; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Sánchez-Huerta *et al*. 2015; 2018; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.

12. *O. batesi* Howden y Cartwright, 1963
CAM, CHIS, COL, GRO, HGO, JAL, MICH, MOR, OAX, PUE, SLP, TAB, TAM, VER, YUC; Estados Unidos, Belice, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Antillas, Colombia.
*Onthophagus batesi* Howden y Cartwright, 1963: 21; Halffter y Matthews 1966; Matthews 1966; Morón 1979; 1985; 1987; Edmonds y Halffter 1978; Howden y Young 1981; Morón *et al*. 1985; 2013; Gill 1991; Deloya 1992b; Halffter *et al*. 1992; 2008; Estrada *et al*. 1993; 1998; Thomas 1993; Montes de Oca y Halffter 1995; Delgado 1997; Morón y Blackaller 1997; Zunino y Halffter 1997; Maes 1998; Martínez y Cruz 1999; Palacios-Ríos *et al*. 1990; Emlen y Nijhout 2000; Escobar 2000; Halffter y Arellano 2002; Kohlmann y Solís 2001; Montes de Oca 2001; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Medina *et al*. 2001; Estrada y Coates-Estrada 2002; Carrillo-Ruíz y Morón 2003; Martínez y Lumaret 2003; Zunino 2003; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Krajcik 2006; Escobar *et al*. 2007; 2008; Esparza-León y Amat-García 2007; Horgan 2007; 2008; Kohlmann *et al*. 2007; Monaghan *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Reyes-Novelo *et al*. 2007; Arellano *et al*. 2008; 2013; Navarrete y Halffter 2008; Halffter y Halffter 2009; Mora-Aguilar y Montes de Oca 2009; Ramírez-Ponce *et al*. 2009; Díaz *et al*. 2010; 2011; Granados *et al*. 2010; Barragán *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Inward *et al*. 2011; Martínez *et al*. 2011; 2017; Delgado *et al*. 2012a; 2012b; Favila 2012; Pereira y Kohlmann 2012; Solís y Kohlmann 2012; Alvarado *et al*. 2014; 2018a; 2018b; 2020; Delgado y Curoe 2014; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Morales-Morales *et al*. 2014; Zamora-Vuelvas *et al*. 2014; González-Hernández *et al*. 2015; Deloya *et al*. 2016; Gunter *et al*. 2016; Morón y Arce-Pérez 2016; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Márquez *et al.* 2017; González-Tokman *et al*. 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Salomão *et al*. 2018; Capello y Halffter 2019; Rodríguez-López *et al*. 2019; Santos-Heredia *et al*. 2019; Velázquez-López *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Miranda-Flores *et al*. 2020; Pablo-Cea *et al*. 2020; Rivera *et al*. 2020; Rivera-Gasperín y Escobar-Hernández 2020; Salomão *et al*. 2020; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Moctezuma 2021; Whitworth *et al*. 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Es necesario actualizar la distribución de esta especie, ya que actualmente se encuentra en revisión (Rossini *et al*. 2018a; 2018b). García-Morales y Montes de Oca (2005) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*batesii*", mientras que Estrada *et al*. (1998) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*bates*" para referirse a esta especie.

13. *O. belorhinus* Bates, 1887
CHIS, HGO, OAX, PUE, VER; Guatemala, Nicaragua, El Salvador, Panamá, Colombia, Ecuador.
*Onthophagus belorhinus* Bates, 1887: 69; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Halffter y Matthews 1966; Pereira y Halffter 1961; Howden y Young 1981; Morón *et al*. 1986; 2013; Morón 1987; Delgado y Deloya 1990; Gill 1991; Thomas 1993; Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Zunino y Halffter 1997; Delgado 1995; Delgado y Pensado 1998; Maes 1998; Escobar 2000; Medina *et al*. 2001; Anduaga 2000; Carrillo-Ruíz y Morón 2003; Zunino 2003; Krajcik 2006; Delgado *et al*. 2006; Deloya *et al*. 2007; Esparza-León y Amat-García 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter y Halffter 2009; Villamarín-Cortez 2010; Deloya-López 2011; Rös *et al*. 2012; Alvarado *et al*. 2014; 2020; Barragán *et al*. 2014; Huerta-Crespo y Cruz-Rosales 2016; Huerta *et al*. 2016; Már-

quez *et al*. 2017; Rossini *et al*. 2018a; Arellano *et al*. 2020; Moctezuma *et al*. 2020; Pablo-Cea *et al*. 2020; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Schwery y O'Meara 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Alvarado *et al*. (2014) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*belorhynus*" para referirse a esta especie.

14. *O. bolivari* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016
PUE, TLA.

*Onthophagus bolivari* Arriaga-Jiménez *et al*., 2016: 136; 2018; Moctezuma *et al*. 2016a; 2016b; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

15. *O. brachypterus* Zunino y Halffter, 1997
COL, JAL.

*Onthophagus brachypterus* Zunino y Halffter, 1997: 169; Delgado y Howden 2000; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Escobar-Hernández *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

16. *O. brevifrons* Horn, 1881
DGO, SLP; Estados Unidos.

*Onthophagus brevifrons* Horn, 1881: 87; Henshaw 1885; Schaeffer 1914; Leng 1920; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Howden y Cartwright 1963; Halffter y Matthews 1966; Zunino 1980; Paulian 1988; Zunino y Halffter 1988a; 1988b; 2007; Anduaga y Halffter 1991; Cokendolpher y Polyak 1996; Delgado 1999; Zunino 2003; Morón 2004; Krajcik 2006; Slay *et al*. 2012; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Edmonds 2018; Bezanson y Floate 2019; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020; Rivera-Gasperín *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

17. *O. browni* Howden y Cartwright, 1963
CHIH, ¿COA?, DGO; Estados Unidos.

*Onthophagus browni* Howden y Cartwright, 1963: 101; Halffter y Matthews 1966; Delgado 1999; Anduaga y Halffter 1991; Zunino 2003; Edmonds 2004; 2018; Krajcik 2006; Anduaga 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Zunino y Halffter 2007; Moctezuma y Halffter 2019a; 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

Comentarios: Edmonds (2004), sugiere que una especie cercana a *O. browni* se encuentra en Sonora, por lo que su registro requiere confirmación.

18. *O. canelasensis* Howden y Génier, 2004
DGO.

*Onthophagus canelasensis* Howden y Génier, 2004 73; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

19. *O. canescens* Zunino y Halffter, 1988
MICH, EDOMEX.

*Onthophagus canescens* Zunino y Halffter, 1988a: 83; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Zamora-Vuelvas *et al*. 2014; Deloya *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016a; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Esta especie fue referida como *O. fuscus* y *O. fuscus canescens* por autores previos (ver Joaqui *et al*. 2019). La mayor parte del material típico de esta especie se encuentra perdida actualmente. En una búsqueda reciente en la colección personal del Dr. Gonzalo Halffter (2019), solamente fue posible encontrar 3 paratipos, mientras que la descripción original indica que en ella se encuentran al menos 16 machos y 14 hembras (Zunino y Halffter 1988a). El holotipo y un paratipo macho se encuentran depositados actualmente en la Colección Nacional de Insectos de la Universidad Nacional Autónoma de México (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017).

20. *O. carpophilus* Pereira y Halffter, 1961
CAM, CHIS, OAX, ¿VER?, YUC.

*Onthophagus carpophilus* Pereira y Halffter, 1961: 59; Halffter y Matthews 1966; Paulian 1988; Delgado y Deloya 1990; Gill 1991; Delgado 1995; Zunino y Halffter 1997; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Navarrete y Halffter 2008; Halffter y Halffter 2009; Barragán *et al*. 2011; Yanes-Gómez *et al*. 2015; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Alvarado *et al*. 2018a; 2018b; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Capello y Halffter 2019; Sánchez-Huerta *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas. Se desconoce la ubicación actual de la mayor parte de la serie típica y del holotipo (28 individuos en total). Mediante una búsqueda en la colección entomológica personal del Dr. Gonzalo Halffter (2016) solamente fue posible encontrar un par de paratipos, pero no así al holotipo, por lo que es posible que este haya sido conservado en la colección personal del Padre F. S. Pereira. Hasta el momento, ha sido posible confirmar que un número reducido de paratipos se encuentra actualmente resguardado en la Colección Nacional de Insectos de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México; y en la Seção de Entomologia da Coleção Zoológica de la Universidad Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil. Es posible que *O. carpophilus* haya sido extirpado de la

localidad tipo (Palomares, Oaxaca), ya que esta localidad se encuentra completamente deforestada en la actualidad, mientras que la especie en cuestión se distingue por ser un especialista que está fuertemente asociado a los frutos producidos por árboles de la selva tropical lluviosa (Pereira y Halffter 1961; Halffter y Halffter 2009; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016). Yanes-Gómez *et al*. (2015) reportan a *O. carpophilus* de Veracruz. Sin embargo, este registro necesita corroborarse. Capello y Halffter (2019) citaron erróneamente a *O. carpophilus* de Jalisco.

21. *O. cartwrighti* Howden, 1973
BJS; Estados Unidos.
*Onthophagus cartwrighti* Howden, 1973: 329 (Figura 2); Anduaga y Halffter 1991; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Zunino y Halffter 2007; Moctezuma y Halffter 2019a; 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.
Comentarios: Esta especie ha sido reportada de Baja California Sur y California, por lo que es probable que se encuentre distribuida también en Baja California.

22. *O. championi* Bates, 1887
CHIS, OAX, VER; Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica.
*Onthophagus championi* Bates, 1887: 74; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Gill 1991; Thomas 1993; Zunino y Halffter 1997; Kohlmann y Solís 2001; Hernández *et al*. 2003; Zunino 2003; Krajcik 2006; Horgan 2007; 2008; Kohlmann *et al*. 2007; Monaghan *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Solís y Kohlmann 2012; Gunter *et al*. 2016; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Ramírez-Ponce *et al*. 2019; Ruíz-Pérez *et al*. 2019; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Moctezuma y Halffter 2021; Schwery y O'Meara 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

23. *O. chevrolati* Harold, 1869
CDMX, EDOMEX, GTO, HGO, MICH, MOR, PUE, QRO, TLA, VER.
*Onthophagus chevrolati* Harold, 1869: 508; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Halffter 1962; Halffter y Matthews 1966; Edmonds y Halffter 1978; Zunino 1980; Zunino y Halffter 1988a; Martín-Piera y Lobo 1993; Martínez y Cruz 1999; Lobo y Halffter 2000; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Escobar *et al*. 2007; Halffter *et al*. 2008; 2019; López-Guerrero y Zunino 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Aragón-García *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Arriaga *et al*. 2012; Delgado *et al*. 2012b; Favila 2012; Morón *et al*. 2013; Arellano y Castillo-Guevara 2014; Arriaga-Jiménez *et al*. 2014; 2018; Naranjo-González y Víctor-Rosas 2015; Deloya *et al*. 2016; Pérez-Villamares *et al*. 2016; Márquez *et al*. 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Joaqui *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Alvarado *et al*. 2020; Ortega-Martínez *et al*. 2020; 2021; Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Numerosos autores previos consideraban que esta especie contenía varias subespecies: *chevrolati*, *retusus*, *omiltemius* y *longecarinatus*. Estos taxa son considerados como especies válidas en la actualidad (ver Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b).

24. *O. chiapanecus* Zunino y Halffter, 1988
CHIS.
*Onthophagus chiapanecus* Zunino y Halffter, 1988a: 126; Thomas 1993; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020c; Sánchez-Hernández *et al*. 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

25. *O. chilapensis* Gasca-Álvarez, Zunino y Deloya, 2018
GRO.
*Onthophagus chilapensis* Gasca-Álvarez *et al*., 2018: 2122; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

26. *O. chimalapensis* Delgado y Mora-Aguilar, 2019
OAX.
*Onthophagus chimalapensis* Delgado y Mora-Aguilar, 2019: 586; Moctezuma y Halffter 2019b.
Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.
Comentarios: Esta especie podría encontrarse en los bosques de niebla del extremo occidental del estado de Chiapas.

27. *O. chinantecus* Moctezuma y Halffter, 2019
OAX.
*Onthophagus chinantecus* Moctezuma y Halffter, 2019b: 2; Moctezuma 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Esta especie probablemente se encuentra localizada en el extremo sur del estado de Veracruz, ya que fue descrita cerca de la frontera con Oaxaca, en la región del Uxpanapa. El macho de la especie se desconoce actualmente.

28. *O. civitasorum* Moctezuma y Halffter, 2020
DGO.
*Onthophagus civitasorum* Moctezuma y Halffter, 2020a: 2278 (Figura 3).
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

29. *O. chryses* Bates, 1887
OAX, VER; Guatemala, Costa Rica, Panamá.
*Onthophagus chryses* Bates, 1887: 76; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Howden y Young 1981; Deloya 1992b;

Zunino y Halffter 1997; Kohlmann y Solís 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Kohlmann *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Escobar *et al*. 2008; Deloya-López 2011; Solís y Kohlmann 2012; Alvarado *et al*. 2014; Delgado y Curoe 2014; Arriaga-Jiménez et al. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

30. *O. clavijeroi* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016
PUE.

*Onthophagus clavijeroi* Moctezuma *et al*., 2016a: 28; 2016b; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Esta especie fue descrita originalmente como posiblemente necrófaga, pero no se ha descartado la posibilidad de que *O. clavijeroi* esté asociado a los cuerpos fructíferos de hongos macromicetos, tal como ocurre con otras especies relacionadas del complejo *O. fuscus*. Esta especie probablemente se encuentra en el estado de Tlaxcala, en la región de La Malinche. Sin embargo, la ausencia de muestreos con trampas cebadas con carroña y macromicetos en tal territorio no ha permitido confirmar esta expectativa.

31. *O. coahuilae* Zunino y Halffter, 1988
COA.

*Onthophagus coahuilae* Zunino y Halffter, 1988a: 94; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

32. *O. cochisus* Brown, 1927
CHIH, DGO; Estados Unidos.

*Onthophagus cochisus* Brown, 1927: 132; Boucomont 1932; Leng y Mutchler 1933; Howden y Cartwright 1963; Zunino y Halffter 1988a; Morón y Deloya 1991; Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Anduaga 2000; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

33. *O. coproides* Horn, 1881
DGO; Estados Unidos.

*Onthophagus coproides* Horn, 1881: 79; Henshaw 1885; Schaeffer 1914; Leng 1920; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Howden y Cartwright 1963; Halffter y Matthews 1966; Edmonds y Halffter 1978; Zunino 1980; Zunino y Halffter 1988a 1988b 2007; Anduaga y Halffter 1991; Delgado 1999; Lobo y Halffter 1994; Zunino 2003; Dellacasa *et al*. 2004 (como *O. cuboidalis*); Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Slay *et al*. 2012; Sánchez-Huerta *et al*. 2015; 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Bezanson y Floate 2019; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

34. *O. corrosus* Bates, 1887
CHIS, HGO, OAX, VER.

*Onthophagus corrosus* Bates, 1887: 78; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Pereira y Halffter 1961; Edmonds y Halffter 1978; Deloya 1992b; Martín-Piera y Lobo 1993; Thomas 1993; Halffter *et al*. 1995; 2007; 2008; Lobo y Halffter 2000; Arellano y Halffter 2003; Arellano *et al*. 2004; 2020; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Escobar *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter y Halffter 2009; Deloya-López 2011; Delgado *et al*. 2012b; Barragán *et al*. 2014; Santiago-Molina *et al*. 2014; Huerta-Crespo y Cruz-Rosales 2016; Huerta *et al*. 2016; Márquez *et al*. 2017; Martínez *et al*. 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Miranda-Flores *et al*. 2020; Rivera *et al*. 2020; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

35. *O. coscineus* Bates, 1887
CAM, CHIS; Belice, Panamá, Costa Rica, Colombia, Ecuador, Perú.

*Onthophagus coscineus* Bates, 1887: 79; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Howden y Young 1981; Hanski y Cambefort 1991; Delgado 1997; Escobar 2000; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Celi *et al*. 2004; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Escobar *et al*. 2008; Navarrete y Halffter 2008; Arias-Buriticá *et al*. 2011; Barragán *et al*. 2011; Carvajal *et al*. 2011; Inward *et al*. 2011; Tarasov y Solodovnikov 2011; Pereira y Kohlmann 2012; Solís y Kohlmann 2012; Delgado y Curoe 2014; González-Alvarado y Medina 2015; González-Alvarado *et al*. 2015; Latha *et al*. 2016; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Chamorro *et al*. 2018; 2019; Capello y Halffter 2019; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Schwery y O'Meara 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas. Pereira y Kohlmann (2012) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*coccineus*" para referirse a esta especie.

36. *O. crinitus* Harold, 1869
CAM, CHIS, OAX, TAB, VER; Belice, Guatemala, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia.

*Onthophagus crinitus* Harold, 1869: 510 (Figura 4); Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Morón 1979; 1985;

1987; 2004; Howden y Young 1981; Morón *et al*. 1985; Deloya 1992b; Halffter *et al*. 1992; Thomas 1993; Delgado 1997; Morón y Blackaller 1997; Zunino y Halffter 1997; Estrada *et al*. 1998; Palacios-Ríos *et al*. 1990; Escobar 2000; Barbero 2001; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Estrada y Coates-Estrada 2002; Zunino 2003; Krajcik 2006; Kohlmann *et al*. 2007; Monaghan *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arellano *et al*. 2008; 2013; Navarrete y Halffter 2008; Barragán *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Tarasov y Solodovnikov 2011; Solís y Kohlmann 2012; Alvarado *et al*. 2014; Delgado y Curoe 2014; Medina y González 2014; González-Alvarado y Medina 2015; González-Alvarado *et al*. 2015; Gunter *et al*. 2016; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Capello y Halffter 2019; Ramírez-Ponce *et al*. 2019; Sánchez-Huerta *et al*. 2019; Rangel-Acosta *et al*. 2020; Moctezuma 2021.

*Onthophagus panamensis* Bates 1887: 68; Howden y Young 1981; Gill 1991; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Inward *et al*. 2011; Solís y Kohlmann 2012; Delgado y Curoe 2014; Rangel-Acosta y Martínez-Hernández 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Rivera *et al*. 2020; Schwery y O'Meara 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Inward *et al*. (2011) y Gunter *et al*. (2016) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*crinitis*" para referirse a esta especie. Además, Inward *et al*. (2011) se refirieron a *O. panamensis* como variedad. Al parecer, esta especie se encuentra en proceso de revisión (Rossini *et al*. 2018a; 2018b)

37. *O. cuboidalis* Bates, 1887

OAX, PUE.

*Onthophagus cuboidalis* Bates, 1887: 79; Blackwelder 1944; Zunino y Halffter 1988a; 1988b 2007; Delgado 1999; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Sánchez-Huerta *et al*. 2015; 2018; Tarasov y Dimitrov 2016; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

38. *O. cuevensis* Howden, 1973

SLP, TAM.

*Onthophagus cuevensis* Howden, 1973: 331; Zunino 1980; Zunino y Halffter 1988a; 1988b; 2007; Delgado 1999; Zunino 2003; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

39. *O. cyanellus* Bates, 1887

CHIS, HGO, OAX, PUE, TAM, VER; Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá.

*Onthophagus cyanellus* Bates, 1887: 81 (Figuras 21–24); Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Campos 1921; Edmonds y Halffter 1978; Howden y Young 1981; Zunino y Halffter 1988a; Deloya 1992b; Martín-Piera y Lobo 1993; Thomas 1993; Halffter *et al*. 1995; 2007; 2008; 2019; Maes 1998; Martínez y Cruz 1999; Lobo y Halffter 2000; Kohlmann y Solís 2001; Zunino 2003; Arellano *et al*. 2004; 2020; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Pineda *et al*. 2005; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Escobar *et al*. 2007; Kohlmann *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Muñoz-Hernández *et al*. 2008; Aragón-García *et al*. 2011; Creedy y Mann 2011; Deloya-López 2011; Martínez *et al*. 2011; Delgado *et al*. 2012a; 2012b; Rös *et al*. 2012; Solís y Kohlmann 2012; Morón *et al*. 2013; Barragán *et al*. 2014; Delgado y Curoe 2014; Huerta-Crespo y Cruz-Rosales 2016; Huerta *et al*. 2016; 2019; Márquez *et al*. 2017; Chamorro *et al*. 2018; 2019; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Joaqui *et al*. 2019; Ramírez-Ponce *et al*. 2019; Ruíz-Pérez *et al*. 2019; Alvarado *et al*. 2020; Moctezuma y Halffter 2020b; 2020c; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Rivera *et al*. 2020; Joaqui *et al*. 2021; Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.

Comentarios: Existen propuestas acerca de que *O. cyanellus* (Figuras 21–24) y *O. mesoamericanus* (Figuras 25–27) deberían ser considerados como sinónimos. Zunino y Halffter (1988a) y Pulido-Herrera y Zunino (2007) sugieren que son dos taxa distintos de nivel específico. Por el contrario, Kohlmann y Solís (2001) y Solís y Kohlmann (2012) proponen que *O. mesoamericanus* es el sinónimo más moderno de *O. cyanellus*. En este contexto, la idea de considerarlos como dos taxa distintos de nivel específico es apoyada por el presente estudio. La resurrección de *O. mesoamericanus* es tratada a detalle más adelante.

Chamorro *et al*. (2018; 2019) sugieren que *O. cyanellus* se encuentra en Ecuador. Sin embargo, la presencia de esta especie en Ecuador está en duda, ya que su registro data de hace 100 años (Campos 1921) y no ha sido reportada nuevamente en estudios posteriores. Es necesario revisar los especímenes reportados por Campos (1921) para corroborar la presencia de la especie en Sudamérica. Lamentablemente, se desconoce la ubicación actual de dichos especímenes, aunque es probable que algunos ejemplares se preserven en el National Museum of Natural History de los Estados Unidos (Chamorro comunicación personal).

40. *O. cyclographus* Bates, 1887

CAM, CHIS, OAX, QR, YUC; Guatemala.

*Onthophagus cyclographus* Bates, 1887: 79;

Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Pereira y Halffter 1961; Thomas 1993; Delgado 1997; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Navarrete y Halffter 2008; Barragán *et al*. 2011; Alvarado *et al*. 2018a; 2018b; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Capello y Halffter 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

41. *O. dubitabilis* Howden y Génier, 2004

COL, JAL.

*Onthophagus dubitabilis* Howden y Génier, 2004: 60; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Moctezuma *et al*. 2016a; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

42. *O. durangoensis* Balthasar, 1939

CDMX, ¿COA?, COL, DGO, HGO, JAL, MICH, MOR, OAX, PUE, SIN, ¿SON?; Estados Unidos.

*Onthophagus durangoensis* Balthasar, 1939: 45; Martínez 1947; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; 2012; Rös *et al*. 2012; Morón *et al*. 2013; Huerta-Crespo y Cruz-Rosales 2016; Huerta *et al*. 2016; Trujillo-Miranda *et al*. 2016; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2021.

*Onthophagus knulli* Howden y Cartwright, 1963: 69; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Edmonds 2004; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; Ortega-Martínez *et al*. 2016; Márquez *et al*. 2017; Hernández y Navarrete-Heredia 2018; sin. Arriaga-Jiménez *et al*. 2019: 12; Bezanson y Floate 2019; Rodríguez *et al*. 2019a; 2019b; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Alvarado *et al*. 2020; Hernández *et al*. 2021.

Patrón de distribución: ¿Paleoamericano de montaña?

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas. Edmonds (2004), sugiere que una especie cercana a *O. knulli* se encuentra en Sonora, por lo que este registro requiere confirmarse.

43. *O. etlaensis* Kohlmann, Escobar-Hernández y Arriaga-Jiménez, 2019

OAX.

*Onthophagus etlaensis* Arriaga-Jiménez *et al*., 2019: 2; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

44. *O. eulophus* Bates, 1887

México (sin localidad específica).

*Onthophagus eulophus* Bates, 1887: 74; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Zunino 1981; 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Moctezuma y Halffter 2021.

Patrón de distribución: Desconocido.

45. *O. fuscus* Boucomont, 1932

AGS, DGO, JAL, ZAC.

*Onthophagus fuscus* Boucomont, 1932: 316; Blackwelder 1944; Zunino y Halffter 1988a; Morón y Deloya 1991; Delgado 1997; Anduaga 2000; Lobo y Halffter 2000; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Morón 2004; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Moctezuma *et al*. 2016a; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban que esta especie contenía varias subespecies: *fuscus*, *canescens*, *mycetorum* y *parafuscus*. Estos taxa son considerados como especies válidas en la actualidad (ver Joaqui *et al*. 2019).

46. *O. gibsoni* Howden y Génier, 2004

¿HGO?, OAX, PUE.

*Onthophagus gibsoni* Howden y Génier, 2004: 66; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; Barragán *et al*. 2014; Ortega-Martínez *et al*. 2016; 2020; 2021; Márquez *et al*. 2017; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

Comentarios: Halffter *et al*. (2008), Barragán *et al*. (2014), Ortega-Martínez *et al*. (2016; 2020; 2021) y Márquez *et al*. (2017) citaron a esta especie del estado de Hidalgo. Sin embargo, este registro podría ser erróneo y requiere confirmación.

47. *O. gilli* Delgado y Howden, 2000

GRO.

*Onthophagus gilli* Delgado y Howden, 2000: 35; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

48. *O. guatemalensis* Bates, 1887

OAX, CHIS; Guatemala, Belice.

*Onthophagus guatemalensis* Bates, 1887: 73; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Howden y Cartwright 1963; Thomas 1993; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Moctezuma 2021; Moctezuma y Halffter 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.

49. *O. halffteri* Zunino, 1981

PUE, VER.

*Onthophagus halffteri* Zunino, 1981: 77 (Figura 5); Zunino y Halffter 1988a; 1988b; 2007; Delgado 1999; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herre-

ra y Zunino 2007; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Sánchez-Huerta *et al*. 2015; 2018; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Jiménez-Sánchez *et al*. (2009) citaron erróneamente a esta especie del Estado de México.

50. *O. hidalgus* Zunino y Halffter, 1988

HGO, NL, QRO, SLP.

*Onthophagus hidalgus* Zunino y Halffter, 1988a: 97; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Márquez *et al*. 2017; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Esta especie requiere revisión taxonómica. Es posible que los registros de *O. semiopacus* de Hidalgo correspondan a esta especie o a *O. potosinus*.

51. *O. hippopotamus* Harold, 1869

CDMX, EDOMEX, MICH, PUE, VER.

*Onthophagus hippopotamus* Harold, 1869: 507; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Howden *et al*. 1956; Halffter y Matthews 1966; Zunino 1980; Paulian 1988; Zunino y Halffter 1988a; 1988b; 2007; Lobo y Halffter 1994; 2000; Delgado 1999; Martínez y Cruz 1999; Zunino 2003; Morón 2004; Krajcik 2006; López-Guerrero y Zunino 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Deloya-López 2011; Favila 2012; Sánchez-Huerta *et al*. 2015; 2018; Deloya *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016a; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Moctezuma y Halffter 2020b; 2021; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

52. *O. hoepfneri* Harold, 1869

CHIS, EDOMEX, GRO, JAL, MICH, MOR, NAY, OAX, PUE, VER; Estados Unidos, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica.

*Onthophagus hoepfneri* Harold, 1869: 512; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Robinson 1948; Howden y Cartwright 1963; Deloya 1992a; Halffter *et al*. 1992; 1995; 2012; Montes de Oca y Halffter 1995; Zunino y Halffter 1997; Deloya y Morón 1998; Maes 1998; Lobo y Halffter 2000; Halffter y Arellano 2002; Kohlmann y Solís 2001; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Pineda *et al*. 2005; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; 2013; 2016; Escobar *et al*. 2007; Horgan 2007; 2008; Kohlmann *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Andresen 2008a; 2008b; Mora-Aguilar y Montes de Oca 2009; Trevilla-Rebollar *et al*. 2010; Yanes-Gómez y Morón 2010; Deloya-López 2011; Favila 2012; Solís y Kohlmann 2012; Morón *et al*. 2013; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Martínez *et al*. 2017; Sánchez-Hernández *et al*. 2017; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Bezanson y Floate 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2021; Moctezuma 2021.

*Onthophagus arizonensis* Schaeffer, 1909: 382; 1914; Leng 1920; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Robinson 1948; sin. Howden y Cartwright 1963: 98; Zunino y Halffter 1997.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica. Boucomont (1932), Gill (1991), Kohlmann *et al*. (2007), y Bezanson y Floate (2019) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*hopfneri*", mientras que Deloya (1992a) utilizó la grafía posterior incorrecta "*hoëpfneri*" para referirse a esta especie. Harold (1869), Boucomont y Gillet (1927), Howden y Cartwright (1963) y Martínez *et al*. (2017) utilizaron la grafía original incorrecta "*höpfneri*". De acuerdo con el artículo 32.5.2.1 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ, 1999), los signos diacríticos o de otro tipo deben suprimirse de los epítetos específicos, excepto en nombres basados en una palabra alemana y publicados antes 1985, donde la diéresis debe borrarse de la vocal y tras ella debe insertarse la letra e, como es el caso de *O. hoepfneri*. Esta corrección probablemente fue realizada de forma original e implícita por Halffter *et al*. (1992), y señalada posteriormente por Pulido-Herrera y Zunino (2007).

53. *O. howdeni* Zunino y Halffter, 1988

OAX.

*Onthophagus howdeni* Zunino y Halffter, 1988a: 151; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Ramírez-Ponce *et al*. 2009; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una subespecie de *O. pseudoundulans* (ver Halffter *et al*. 2019).

54. *O. howdenorum* Zunino y Halffter, 1988

OAX.

*Onthophagus howdenorum* Zunino y Halffter, 1988a: 142; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

55. *O. igualensis* Bates, 1887

CHIS, EDOMEX, GRO, HGO, JAL, MICH, MOR, PUE, ¿QR?, VER, ¿YUC?

*Onthophagus igualensis* Bates, 1887: 77; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Kohlmann y Sánchez 1984; Morón *et al*. 1986; 2013; Deloya 1992a; Zunino y Halffter 1997; Anduaga 2000; Halffter y Arellano 2002; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003;

Krajcik 2006; Escobar *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Verdú *et al*. 2007; Andresen 2008a; 2008b; Arellano *et al*. 2008; 2013; Halffter *et al*. 2008; 2012; Trevilla-Rebollar *et al*. 2010; Barragán *et al*. 2011 2014; Rös *et al*. 2012; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Deloya *et al*. 2016; Ortega-Martínez *et al*. 2016; Márquez *et al*. 2017; Sánchez-Hernández *et al*. 2017; 2020; Alvarado *et al*. 2018a; 2018b; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

56. *O. incensus* Say, 1835

CAM, CHIS, ¿EDOMEX?, GRO, HGO, JAL, MOR, OAX, QRO, SLP, TAM, VER; Estados Unidos, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá.

*Onthophagus incensus* Say, 1835: 173 (Figura 6); Lacordaire 1856; Harold 1880; Blackwelder 1944; Howden y Cartwright 1963; Halffter y Matthews 1966; Vulcano y Pereira 1967; Howden y Young 1981; Deloya 1992b; Deloya *et al*. 1993; Martín-Piera y Lobo 1993; Thomas 1993; Halffter *et al*. 1995; 2007; 2008; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997; Martínez *et al*. 1998; 2011; Maes 1998; Martínez y Cruz 1999; Emlen y Nijhout 2000; Escobar 2000; Lobo y Halffter 2000; Kohlmann y Solís 2001; Martínez y Lumaret 2003; Zunino 2003; Arellano *et al*. 2004; 2017; 2014; 2020; Celi 2004; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Pineda *et al*. 2005; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Escobar *et al*. 2007; Horgan 2007; Kohlmann *et al*. 2007; López-Guerrero y Zunino 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; González-Maya y Mata-Lorenzen 2008; Navarrete y Halffter 2008; Halffter y Halffter 2009; Díaz *et al*. 2010; 2011; Huerta *et al*. 2010; 2016; 2019; Trevilla-Rebollar *et al*. 2010; Barragán *et al*. 2011; 2014; Carvajal *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Tarasov y Solodovnikov 2011; Delgado *et al*. 2012b; Favila 2012; Morón y Márquez 2012; Rös *et al*. 2012; Solís y Kohlmann 2012; Huerta y García-Hernández 2013; Arriaga-Jiménez *et al*. 2014; Delgado y Curoe 2014; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Morales-Morales *et al*. 2014; Santiago-Molina *et al*. 2014; Pérez-Cogollo *et al*. 2015; Young 2015; Huerta-Crespo y Cruz-Rosales 2016; Ortega-Martínez *et al*. 2016; Márquez *et al*. 2017; Chamorro *et al*. 2018; González-Tokman *et al*. 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Rossini *et al*. 2018a; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Bezanson y Floate 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Alvarado *et al*. 2020; Miranda-Flores *et al*. 2020; Rivera *et al*. 2020; Salomão *et al*. 2020; Servín-Pastor *et al*. 2020; Joaqui *et al*. 2021; Schwery y O'Meara 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Es necesario actualizar la distribución de esta especie, ya que actualmente se encuentra en revisión (Rossini *et al*. 2018a; 2018b). Moctezuma *et al*. (2016a; 2016b) citaron erróneamente a esta especie de la región central de Puebla, ya que en una revisión reciente del espécimen reportado el autor del presente estudio comprobó que se trata de una hembra de *O. mexicanus*. Trevilla-Rebollar *et al*. (2010) citaron a esta especie del Estado de México, pero este registro necesita corroborarse ya que se encuentra fuera del área de distribución típica de la especie. Huerta y García-Hernández (2013) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*incestus*" para referirse a esta especie.

57. *O. inecolorum* Moctezuma y Halffter, 2020

PUE.

*Onthophagus inecolorum* Moctezuma y Halffter, 2020a: 2282 (Figura 8).

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

58. *O. inflaticollis* Bates, 1887

GRO.

*Onthophagus inflaticollis* Bates, 1887: 390; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Zunino 1980; Zunino y Halffter 1988a; Delgado y Howden 2000; Kohlmann y Solís 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

59. *O. iodiellus* Bates, 1887

GRO.

*Onthophagus iodiellus* Bates, 1887: 390; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Delgado y Howden 2000; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Pulido-Herrera y Zunino (2007) erróneamente indican que esta especie se encuentra distribuida en Durango, México.

60. *O. istmenus* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2020

OAX.

*Onthophagus istmenus* Moctezuma *et al*., 2020: 281 (Figura 7); Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie probablemente se encuentra localizada en el extremo sur del estado de Veracruz, ya que fue descrita cerca de la frontera con Oaxaca, en la región del Uxpanapa. Moctezuma *et al*. (2020) incorrectamente se refirieron a esta especie dentro del patrón de distribución neotropical típico.

61. *O. ixtepecorum* Moctezuma y Halffter, 2020
OAX.
*Onthophagus ixtepecorum* Moctezuma y Halffter, 2020b: 251.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. chevrolati* (ver Moctezuma y Halffter 2020b).

62. *O. ixtlanensis* Moctezuma y Halffter, 2020
OAX.
*Onthophagus ixtlanensis* Moctezuma y Halffter, 2020b: 252.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. chevrolati* (ver Moctezuma y Halffter 2020b).

63. *O. jaliscensis* Zunino y Halffter, 1988
JAL.
*Onthophagus jaliscensis* Zunino y Halffter, 1988a: 153; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Halffter *et al*. 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Esta especie era considerada como una subespecie de *O. tarascus* por autores previos (ver Halffter *et al*. 2019).

64. *O. landolti* Harold, 1880
CAM, CHIS, HGO, JAL, QR, VER, YUC; Estados Unidos, Guatemala, Belice, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela.
*Onthophagus landolti landolti* Harold, 1880: 34; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Edmonds y Halffter 1978; Howden y Gill 1987; Gill 1991; Deloya 1992b; Halffter *et al*. 1992; 2008; 2012; Thomas 1993; Halffter *et al*. 1995; Escobar 1997; 2000; Zunino y Halffter 1997; Estrada *et al*. 1998; Maes 1998; Halffter y Arellano 2002; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Estrada y Coates-Estrada 2002; Bustos y Lopera 2003; Hernandéz *et al*. 2003; Zunino 2003; Krajcik 2006; Andresen 2008a; 2008b; Horgan 2007; 2008; Kohlmann *et al*. 2007; Noriega *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Reyes-Novelo *et al*. 2007; Quiroz-Rocha *et al*. 2008; Díaz *et al*. 2010; 2011; Granados *et al*. 2010; Martínez-H *et al*. 2010; Barragán *et al*. 2011; 2014; Deloya-López 2011; Cultid-Medina *et al*. 2012; Delgado *et al*. 2012b; Favila 2012; 2017; Solís *et al*. 2011; Cultid-Medina *et al*. 2012; Solís y Kohlmann 2012; Arellano *et al*. 2013; 2017; Basto-Estrada *et al*. 2013; Alvarado *et al*. 2014; 2018a; 2018b; 2020; Delgado y Curoe 2014; Medina y González 2014; Santiago-Molina *et al*. 2014; González-Alvarado y Medina 2015; González-Alvarado *et al*. 2015; Hernández-Córdoba *et al*. 2015; Pérez-Cogollo *et al*. 2015; 2018; Montoya-Molina *et al*. 2015; González-Tokman *et al*. 2017; 2018; Márquez *et al*. 2017; Rangel-Acosta y Martínez-Hernández 2017; Sánchez-Hernández *et al*. 2017; 2018; 2020; Amell-Caez *et al*. 2019; Capello y Halffter 2019; Rodríguez-López *et al*. 2019; Rodríguez-Vivas *et al*. 2019; Miranda-Flores *et al*. 2020; Pablo-Cea *et al*. 2020; Rangel-Acosta *et al*. 2020; Salomão *et al*. 2020; Joaqui *et al*. 2021.
*Onthophagus landolti texanus* Schaeffer, 1914: 299; Howden y Cartwright 1963; Halffter y Matthews 1966; Montes de Oca y Halffter 1995; Zunino y Halffter 1997; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; Pérez-Cogollo *et al*. 2015; Arellano *et al*. 2017; Martínez *et al*. 2017; Rangel-Acosta *et al*. 2018; Bezanson y Floate 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Es necesario revisar taxonómicamente a esta especie, ya que podría tratarse de un complejo de especies crípticas sin resolver que incluye al menos dos especies distintas. Cuando la subespecie *O. l. texanus* fue descrita, se omitió la revisión de sus estructuras genitales y su comparación con *O. l. landolti*. Estas estructuras tienen una gran importancia para la determinación y delimitación de especies en la taxonomía actual de los *Onthophagus* de América. Se recomienda que estudios futuros indiquen a cuál de las dos subespecies hacen referencia.

65. *O. lecontei* Harold, 1871
AGS, CDMX, DGO, EDOMEX, GTO, HGO, JAL, MICH, MOR, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, TLA, VER, ZAC; Estados Unidos.
*Onthophagus lecontei* Harold, 1871: 115 (Figura 9); Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Howden y Cartwright 1963; Deloya *et al*. 1993; 2016; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997; Martínez *et al*. 1999; Anduaga 2000; Lobo y Halffter 2000; Morón *et al*. 2000; 2013; Zunino 2003; Howden y Génier 2004; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Verdú *et al*. 2007; Halffter *et al*. 2008; 2012; Arellano *et al*. 2009; 2017; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Yanes-Gómez y Morón 2010; Barragán *et al*. 2011; Arriaga *et al*. 2012; Delgado *et al*. 2012b; Arellano y Castillo-Guevara 2014; Zamora-Vuelvas *et al*. 2014; González-Hernández *et al*. 2015; Lizardo y Castellano-Vargas 2016; Moctezuma *et al*. 2016a; 2016b; Trujillo-Miranda *et al*. 2016; Arriaga-Jiménez *et al*. 2018; 2019; Márquez *et al*. 2017; Hernández y Navarrete-Heredia 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Rodríguez *et al*. 2019a; 2019b; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Ortega-Martínez *et al*. 2020; 2021; Hernández *et al*. 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.
Comentarios: Esta especie requiere de revisión ta-

xonómica. Después de revisar los ejemplares colectados por Lizardo y Castellano-Vargas (2016), el autor del presente estudio corroboró que *Onthophagus* sp 2 y *Onthophagus* sp 3 corresponden a *O. lecontei*.

66. *O. longecarinatus* Zunino y Halffter, 1988

NL, QRO.

*Onthophagus longecarinatus* Zunino y Halffter, 1988a: 112; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una subespecie de *O. chevrolati* (ver Halffter *et al*. 2019).

67. *O. longimanus* Bates, 1887

CAM, CHIS, HGO, TAM, VER, YUC; Belice, Guatemala, Honduras.

*Onthophagus longimanus* Bates, 1887: 76; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Deloya 1992b; Zunino y Halffter 1997; Zunino 2003; Delgado y Montes de Oca 2005; García-Morales y Montes de Oca 2005; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; Creedy y Mann 2011; Deloya-López 2011; Inward *et al*. 2011; Breeschoten *et al*. 2016; Márquez *et al*. 2017; Sánchez-Hernández *et al*. 2017; 2018; 2020; Alvarado *et al*. 2018a; 2018b; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Capello y Halffter 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

68. *O. luismargaritorum* Delgado, 1995

CHIS, VER.

*Onthophagus luismargaritorum* Delgado, 1995: 57; Delgado y Pensado 1998; Delgado *et al*. 2006; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Moctezuma *et al*. 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

69. *O. marginicollis* Harold, 1880

CHIS, GRO, OAX, VER; Guatemala, Cuba, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Ecuador, Perú, Brasil, Bolivia.

*Onthophagus marginicollis* Harold, 1880: 31; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Pereira y Halffter 1961; Halffter y Matthews 1966; Vulcano y Pereira 1967; Howden y Young 1981; Blanco-Casanova 1988; Gill 1991; Thomas 1993; Delgado 1997; Escobar 1997; 2000; Zunino y Halffter 1997; Maes 1998; Emlen y Nijhout 2000; Vaz-de-Mello 2000; Barbero 2001; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Bustos y Lopera 2003; Hernandéz *et al*. 2003; Zunino 2003; Krajcik 2006; Horgan 2007; 2008; Kohlmann *et al*. 2007; Noriega *et al*. 2007; 2016; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Escobar *et al*. 2008; Larsen *et al*. 2008; Orozco y Pérez 2008; Martínez *et al*. 2009; Medina y Pulido 2009; Granados *et al*. 2010; Martínez-H *et al*. 2010; Villamarín-Cortez 2010; Arias-Buriticá *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Inward *et al*. 2011; Solís *et al*. 2011; Tarasov y Solodovnikov 2011; Cultid-Medina *et al*. 2012; Pereira y Kohlmann 2012; Solís y Kohlmann 2012; Delgado y Curoe 2014; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Morales-Morales *et al*. 2014; González-Alvarado y Medina 2015; González-Alvarado *et al*. 2015; Montoya-Molina *et al*. 2015; Ratcliffe *et al*. 2015; Montoya-Molina *et al*. 2016; Ramírez-Restrepo y Halffter 2016; Rangel-Acosta *et al*. 2016; 2018; 2020; Tovar *et al*. 2016; Rangel-Acosta y Martínez-Hernández 2017; Chamorro *et al*. 2018; 2019; Giraldo-Echeverri *et al*. 2018; Martínez-Revelo *et al*. 2018; Rossini *et al*. 2018a; Amell-Caez *et al*. 2019; Montes-Rodríguez *et al*. 2019; Ortega-Echeverría *et al*. 2019; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Noriega *et al*. 2021; Schwery y O'Meara 2021; Whitworth *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Granados *et al*. (2010) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*marginicoulis*", mientras Whitworth *et al*. (2021) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*marginincollis*" para referirse a esta especie. La distribución de esta especie necesita actualizarse, ya que se encuentra actualmente bajo revisión (Rossini *et al*. 2018a; 2018b).

70. *O. mariozuninoi* Delgado, Navarrete y Blackaller, 1993

EDOMEX, JAL, MICH, MOR.

*Onthophagus mariozuninoi* Delgado *et al*., 1993: 122; Delgado 1997; Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Zunino y Halffter 1997; Anduaga 2000; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Trevilla-Rebollar *et al*. 2010; Zamora-Vuelvas *et al*. 2014; Deloya *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016a; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

71. *O. martinpierai* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016

HGO, PUE.

*Onthophagus martinpierai* Moctezuma *et al*., 2016a: 38; 2016b; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Comentarios: Moctezuma *et al*. (2016) indicaron que algunos paratipos de esta especie fueron depositados en la Canadian National Collection of Insects, Arachnids and Nematodes, Ontario, Canadá. Sin embargo, esta afirmación es errónea, ya que los paratipos fueron depositados en el Canadian Museum of Nature, Ontario, Canadá (2 hembras). Después de la publicación original de la especie; algunos paratipos fueron depositados adicionalmente en las siguientes colecciones:

Seção de Entomologia da Coleção Zoológica de la Universidad Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (2 hembras); Colección Personal de Leonardo Delgado (1 macho, 1 hembra); Colección Personal de José Luis Sánchez-Huerta (1 hembra); y Colección Entomológica IEXA "Dr. Miguel Angel Morón Ríos" del Instituto de Ecología, A.C. (2 hembras).

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

72. *O. mateui* Moctezuma y Halffter, 2020

OAX.

*Onthophagus mateui* Moctezuma y Halffter, 2020b: 253.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. chevrolati* (ver Moctezuma y Halffter 2020b).

73. *O. maya* Zunino, 1981

CAM, CHIS, OAX, QR, VER; Belice, Guatemala.

*Onthophagus maya* Zunino, 1981: 78 (Figura 10); Morón 1985; 1987; 1993; Morón *et al*. 1985; Delgado y Deloya 1990; Thomas 1993; Delgado 1995; Zunino y Halffter 1997; Delgado y Pensado 1998; Palacios-Ríos *et al*. 1990; Zunino 2003; Delgado *et al*. 2006; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Navarrete y Halffter 2008; Halffter y Halffter 2009; Barragán *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Alvarado *et al*. 2014; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Capello y Halffter 2019; Sánchez-Huerta *et al*. 2019; Rivera *et al*. 2020; Joaqui *et al*. 2021; Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de tropical.

74. *O. mcclevei* Howden y Génier, 2004

SON.

*Onthophagus mcclevei* Howden y Génier 2004: 54; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Moctezuma y Halffter 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

75. *O. mexicanus* Bates, 1887

CDMX, COL, DGO, EDOMEX, GRO, GTO, HGO, JAL, MICH, MOR, NAY, OAX, PUE, QRO, SIN, SLP, TLA, VER, ZAC.

*Onthophagus mexicanus* Bates, 1887: 72 (Figura 11); Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Halffter y Matthews 1966; Kohlmann y Sánchez 1984; Deloya *et al*. 1993; 2016; Thomas 1993; Zunino y Halffter 1997; Vaz-de-Mello *et al*. 1998; Morón *et al*. 2000; 2013; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Estrada y Coates-Estrada 2002; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Verdú *et al*. 2007; Halffter *et al*. 2008; 2012; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Trevilla-Rebollar *et al*. 2010; Yanes-Gómez y Morón 2010; Aragón-García *et al*. 2011; Barragán *et al*. 2011; 2014; Deloya-López 2011; Arriaga *et al*. 2012; Delgado *et al*. 2012b; Favila 2012; Arellano y Castillo-Guevara 2014; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Zamora-Vuelvas *et al*. 2014; Naranjo-González y Víctor-Rosas 2015; Moctezuma *et al*. 2016a; 2016b; Ortega-Martínez *et al*. 2016; 2020; 2021; Trujillo-Miranda *et al*. 2016; Carrillo-Ruíz *et al*. 2017; Márquez *et al*. 2017; Arriaga-Jiménez *et al*. 2018; Hernández y Navarrete-Heredia 2018; Kohlmann *et al*. 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Ramírez-Ponce *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Hernández *et al*. 2021; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

Comentarios: Naranjo-González y Víctor-Rosas (2015) erróneamente reportaron como *O. mexicanus* a una hembra que probablemente corresponde a *O. chevrolati*. Thomas (1993) y Deloya *et al*. (2016) citaron erróneamente a esta especie para el estado de Chiapas.

76. *O. mextexus* Howden y Cartwright, 1970

GTO, HGO, NL, PUE, SLP, VER; Estados Unidos.

*Onthophagus mextexus* Howden y Cartwright, 1970: 54; Halffter *et al*. 1995; 2007; Deloya *et al*. 2007; Escobar *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Márquez *et al*. 2017; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

*Onthophagus monticolus* Howden y Cartwright, 1963: 61 (*non Onthophagus monticolus* Paulian, 1937); Howden y Cartwright 1970; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Aragón-García *et al*. 2011; Deloya-López 2011.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

77. *O. moroni* Zunino y Halffter, 1988

PUE.

*Onthophagus moroni* Zunino y Halffter, 1988b: 19 (Figura 12); 2007; Delgado 1999; Zunino 2003; Krajcik 2006; Halffter y Deloya 1997; López-Guerrero y Zunino 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Slay *et al*. 2012; Morón *et al*. 2013; Halffter *et al*. 2019; Rivera-Gasperín *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

78. *O. mycetorum* Zunino y Halffter, 1988

EDOMEX, MOR.

*Onthophagus mycetorum* Zunino y Halffter, 1988a: 80; Delgado 1997; Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Anduaga 2000; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Moctezuma *et al*. 2016a; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y

Halffter 2020a.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una subespecie de *O. fuscus* (ver Joaqui *et al*. 2019).

79. *O. nasicornis* Guérin-Méneville, 1855
¿CHIS?, HGO, PUE, VER.
*Onthophagus nasicornis* Guérin-Méneville, 1855: 511; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Morón 1979; 1985; 1986; 2004; Morón *et al*. 1985; 2013; Delgado y Deloya 1990; Deloya 1992b; Estrada *et al*. 1993; 1998; Thomas 1993; Delgado 1995; Halffter *et al*. 1995; 2007; 2008; Zunino y Halffter 1997; Estrada y Coates-Estrada 2002; Carrillo-Ruíz y Morón 2003; Zunino 2003; Pineda *et al*. 2005; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Escobar *et al*. 2007; Halffter 2007; Padilla-Hill y Pulido-Herrera y Zunino 2007; Muñoz-Hernández *et al*. 2008; Halffter y Halffter 2009; Aragón-García *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Delgado *et al*. 2012b; Deloya-López y López-Huicochea 2012; Rös *et al*. 2012; Alvarado *et al*. 2014; Morón y Arce-Pérez 2016; Márquez *et al*. 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Arellano *et al*. 2020; Sánchez-Hernández *et al*. 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas. Sánchez-Hernández *et al*. (2020) sugieren que la presencia de esta especie es dudosa en el estado de Chiapas.

80. *O. navarretorum* Delgado y Capistan, 1996
MOR.
*Onthophagus navarretorum* Delgado y Capistan, 1996: 157; Anduaga 2000; Zunino 2003; Krajcik 2006; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

81. *O. neofuscus* Moctezuma y Halffter, 2020
JAL.
*Onthophagus neofuscus* Moctezuma y Halffter, 2020a: 2281.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. pseudofuscus* (ver Moctezuma y Halffter 2020a).

82. *O. neomirabilis* Howden, 1973
OAX.
*Onthophagus neomirabilis* Howden, 1973: 334; Zunino 1981; Delgado y Deloya 1990; Howden y Gill 1993; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997; Génier y Howden 1999; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Génier 2017; Delgado y Mora-Aguilar 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.

83. *O. nitidior* Bates, 1887
COL, DGO, EDOMEX, GRO, JAL, MICH, MOR, NAY, OAX, SIN.
*Onthophagus nitidior* Bates, 1887: 67; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Kohlmann y Sánchez 1984; Deloya *et al*. 1993; 2016; Thomas 1993; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997; Palacios-Ríos *et al*. 1990; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Quiroz-Rocha *et al*. 2008; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Breeschoten *et al*. 2016; Hernández y Navarrete-Heredia 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Rossini *et al*. 2018a; Rodríguez *et al*. 2019a; 2019b; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019; Sánchez-Hernández *et al*. 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Es necesario actualizar la distribución de esta especie, ya que actualmente se encuentra en revisión (Rossini *et al*. 2018a, 2018b). De acuerdo con Sánchez-Hernández *et al*. (2020), el registro de *O. nitidior* para Chiapas reportado por Palacios-Ríos *et al*. (1990) y de forma subsecuente por Thomas (1993) es erróneo. Es posible que este registro corresponda a *O. incensus* u *O. batesi*.

84. *O. nudifrons* Balthasar, 1939
Sur de México (sin localidad específica).
*Onthophagus nudifrons* Balthasar, 1939: 46; Pulido-Herrera y Zunino 2007.
Patrón de distribución: Desconocido.
Comentarios: Pulido-Herrera y Zunino (2007) sugieren que esta especie debe ser considerada como *nomen inquirendum*, ya que su descripción y datos de colecta parecían ser "muy vagos" para tales autores. Contrario a la opinión de Pulido-Herrera y Zunino (2007), la descripción original de Balthasar (1939) es bastante detallada y sugiere que esta especie podría estar relacionada con *O. orpheus* Panzer, 1794 y *O. mexicanus*. El caso de *O. nudifrons* será tratado en un estudio subsecuente. El holotipo de esta especie (Figura 28) se encuentra depositado actualmente en el Národní Muzeum de Praga, Republica Checa.

85. *O. oaxacanus* Zunino y Halffter, 1988
OAX.
*Onthophagus oaxacanus* Zunino y Halffter, 1988a: 139; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019; Salomão *et al*. 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una subespecie de *O. undulans* (ver Halffter *et al*. 2019).

86. *O. omiltemius* Bates, 1887
GRO.
*Onthophagus omiltemius* Bates, 1887a: 111; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarru-

bias-Melgar 2014; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una subespecie de *O. chevrolati* (ver Halffter *et al*. 2019).

87. *O. orizabensis* Moctezuma, Joaqui y Sánchez-Huerta, 2019

PUE, VER.

*Onthophagus orizabensis* Joaqui *et al*., 2019: 153; 2021; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos confundieron a esta especie con *O. chevrolati* y *O. retusus* (ver Joaqui *et al*. 2019).

88. *O. padrinoi* Delgado, 1999

JAL.

*Onthophagus padrinoi* Delgado, 1999: 34; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Zunino y Halffter 2007; Sánchez-Huerta *et al*. 2015; 2018; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

89. *O. parafuscus* Zunino y Halffter, 2005

HGO, PUE, VER.

*Onthophagus parafuscus* Zunino y Halffter, 2005: 149; Escobar *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; 2019; Deloya-López 2011; Favila 2012; Moctezuma *et al*. 2016a; Márquez *et al*. 2017; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

*Onthophagus orientalis* Zunino y Halffter, 1988a: 82 (*non Onthophagus orientalis* Harold, 1868); Zunino y Halffter 2005; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Márquez *et al*. 2017; Joaqui *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos citaron a esta especie como *O. fuscus*, *O. fuscus orientalis* y *O. fuscus parafuscus* (ver Joaqui *et al*. 2019).

90. *O. pedester* Howden y Génier, 2004

OAX.

*Onthophagus pedester* Howden y Génier, 2004: 58; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

91. *O. petenensis* Howden y Gill, 1993

¿OAX?, CHIS; Belice, Guatemala, Honduras.

*Onthophagus petenensis* Howden y Gill, 1993: 1096; Zunino y Halffter 1997; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Creedy y Mann 2011; Alvarado *et al*. 2014; Génier 2017; Moctezuma y Halffter 2019b.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica. Alvarado *et al*. (2014) reportaron a esta especie de Oaxaca. Sin embargo, este registro necesita confirmación ya que los individuos reportados por tal autor podrían corresponder a *O. chinantecus*. Para el presente estudio se intentó verificar la determinación taxonómica de tal registro; sin embargo, la ubicación actual de los especímenes reportados por Alvarado *et al*. (2014) es desconocida.

92. *O. potosinus* Moctezuma y Halffter, 2020

SLP.

*Onthophagus potosinus* Moctezuma y Halffter, 2020b: 255.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. chevrolati* (ver Moctezuma y Halffter 2020b).

93. *O. pseudofuscus* Zunino y Halffter, 1988

DGO, SIN.

*Onthophagus pseudofuscus* Zunino y Halffter, 1988a: 85 (Figura 13); Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Anduaga 2000; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Moctezuma *et al*. 2016a; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

94. *O. pseudoguatemalensis* Moctezuma y Halffter, 2021

JAL.

*Onthophagus pseudoguatemalensis* Moctezuma y Halffter, 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. guatemalensis* (ver Moctezuma y Halffter 2021).

95. *O. pseudoundulans* Zunino y Halffter, 1988

GRO.

*Onthophagus pseudoundulans* Zunino y Halffter, 1988a: 148; Zunino 2003; Krajcik 2006; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban que esta especie tenía dos subespecies: *pseudoundulans* y *howdeni*. Estos taxa son considerados como especies válidas en la actualidad (ver Halffter *et al*. 2019).

96. *O. retusus* Harold, 1869

HGO, OAX, PUE, VER.

*Onthophagus retusus* Harold, 1869: 108 (Figura 15); Zunino y Halffter 1988a; Deloya 1992b; Martín-Piera y Lobo 1993; Halffter *et al*. 1995; 2019; Arellano y Halffter 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Ramírez-Ponce *et al*. 2009; 2019; Deloya-López 2011; Favila 2012; Alvarado *et al*. 2014; Moctezuma *et al*. 2016a; Arriaga-Jiménez *et al*. 2018; Kohlmann

*et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b; Joaqui *et al*. 2021; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos citaron a esta especie como *O. chevrolati* y *O. chevrolati retusus* (ver Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020b).

97. *O. reyesi* Zunino y Halffter, 1988
GTO, MICH.

*Onthophagus reyesi* Zunino y Halffter, 1988a: 146; Delgado 1997; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Deloya *et al*. 2016; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Halffter *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

98. *O. rhinolophus* Harold, 1869
CAM, CHIS, OAX, PUE, TAB, VER; Guatemala, Belice, Honduras, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador.

*Onthophagus rhinolophus* Harold, 1869: 510 (Figura 14); Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Pereira y Halffter 1961; Halffter y Matthews 1966; Morón 1979; 1985; 1987; 2004; Morón *et al*. 1985; 2013; Delgado y Deloya 1990; Deloya 1992b; Halffter *et al*. 1992; 2007; Estrada *et al*. 1993; 1998; Thomas 1993; Morón y Blackaller 1997; Zunino y Halffter 1997; Delgado 1995; Delgado y Pensado 1998; Deloya y Morón 1998; Martínez y Cruz 1999; Palacios-Ríos *et al*. 1990; Estrada y Coates-Estrada 2002; Carrillo-Ruíz y Morón 2003; Zunino 2003; Pineda *et al*. 2005; Krajcik 2006; Delgado *et al*. 2006; 2012a; 2012b; Deloya *et al*. 2007; Padilla-Hill y Halffter 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Navarrete y Halffter 2008; Halffter y Halffter 2009; Medina y Pulido 2009; Villamarín-Cortez 2010; Barragán *et al*. 2011; Creedy y Mann 2011; Deloya-López 2011; Inward *et al*. 2011; Deloya-López y López-Huicochea 2012; Sarges *et al*. 2012; Alvarado *et al*. 2014; Breeschoten *et al*. 2016; Huerta-Crespo y Cruz-Rosales 2016; Huerta *et al*. 2016; Morón y Arce-Pérez 2016; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Favila 2017; Halffter 2017; Halffter y Morrone 2017; González-Tokman *et al*. 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Salomão *et al*. 2018; 2020; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Capello y Halffter 2019; Arellano *et al*. 2020; Servín-Pastor *et al*. 2020; Joaqui *et al*. 2021; Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere revisión y es necesario corroborar su presencia en Sudamérica. Alvarado *et al*. (2014) utilizaron la grafía posterior incorrecta "*rhynolophus*" para referirse a esta especie.

99. *O. rostratus* Harold, 1869
EDOMEX, GRO, ¿HGO?, MOR, PUE.

*Onthophagus rostratus* Harold, 1869: 511; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Kohlmann y Sánchez 1984; Deloya 1988; 1992a; Delgado y Deloya 1990; Zunino y Halffter 1997; Delgado 1995; 1999; Vaz-de-Mello *et al*. 1998; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2008; Halffter y Halffter 2009; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Trevilla-Rebollar *et al*. 2010; Yanes-Gómez y Morón 2010; Deloya *et al*. 2013; Morón *et al*. 2013; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Márquez *et al*. 2017; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere revisión taxonómica. Halffter *et al*. (2008) y Márquez *et al*. (2017) citaron a esta especie de Hidalgo, pero este registro necesita confirmación.

100. *O. rufescens* Bates, 1887
CHIS, DGO, EDOMEX, GRO, GTO, JAL, MOR, OAX, PUE.

*Onthophagus rufescens* Bates, 1887: 78; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Howden *et al*. 1956; Halffter y Matthews 1966; Edmonds y Halffter 1978; Zunino 1980; Deloya 1988; Paulian 1988; Deloya *et al*. 1993; Thomas 1993; Zunino y Halffter 1997; Vaz de Mello *et al*. 1998; Morón *et al*. 2000; 2013; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Morón 2004; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Yanes-Gómez y Morón 2010; Delgado *et al*. 2012b; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Márquez *et al*. 2017; Sánchez-Hernández *et al*. 2017; Hernández y Navarrete-Heredia 2018; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Zaragoza-Caballero *et al*. 2019.

*Onthophagus jalapensis* Balthasar, 1939: 46; Martínez 1947; Krajcik 2006; sin. Pulido-Herrera y Zunino 2007: 115; Delgado *et al*. 2012b.

Patrón de distribución: Paleoamericano del Altiplano Mexicano.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

101. *O. sancristobalensis* Moctezuma y Halffter, 2020
CHIS.

*Onthophagus sancristobalensis* Moctezuma y Halffter, 2020c: 498 (Figura 16).

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

102. *O. sanpabloetlorum* Moctezuma y Halffter, 2020
OAX.

*Onthophagus sanpabloetlorum* Moctezuma y Halffter, 2020b: 255; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Esta especie fue previamente confundida con *O. chevrolati* y *O. retusus* por Escobar-Hernández *et al*. (2019). En consecuencia, Moctezuma y Halffter (2020b) sugirieron que

todos los especímenes estudiados por Escobar-Hernández *et al*. (2019) deberían ser revisados nuevamente (500 individuos de *O. chevrolati* y 933 individuos de *O. retusus*, la mayoría de ellos con determinaciones taxonómicas erróneas). Sin embargo, es posible concluir que Salomão *et al*. (2021) ignoraron la recomendación de Moctezuma y Halffter (2020b), y simplemente cambiaron los nombres específicos de *O. retusus* por *O. sanpabloetlorum*, y *O. chevrolati* por *O. retusus*; debido a que Salomão *et al*. (2021) citaron un total de 500 individuos de *O. retusus* y 924 individuos de *O. sanpabloetlorum*.

Salomão *et al*. (2021) sugirieron que el nombre de esta especie debería ser *O. sanplabloetlarum*: "*Onthophagus sanpabloetlorum* Moctezuma and Halffter, 2020 [sic; it should be *Onthophagus sanpabloetlarum*, as befits the Latin declension of a name ending in an "a", San Pablo Etla, in the plural form]". Sin embargo, *Onthophagus sanpabloetlorum* es una grafía original correcta de acuerdo con el artículo 32.5 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ, 1999), ya que no hay evidencia de una errata inadvertida: "Si en la publicación original misma… hay una evidencia clara de una errata inadvertida, sea *lapsus calami* o una errata de copia o de imprenta, debe corregirse. La transcripción o latinización incorrectas o el uso de una vocal de conexión inadecuada no deben considerarse erratas inadvertidas". De acuerdo con el artículo 33.4 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ, 1999), *O. sanpabloetlarum* (Salomão *et al*. 2021) es considerada como una grafía posterior incorrecta, y por lo tanto es un nombre no disponible: "Grafías posteriores incorrectas. Cualquier grafía posterior de un nombre distinta a la grafía original correcta y que no sea un cambio obligatorio o una enmienda, es una «grafía posterior incorrecta»; no es un nombre disponible y, como grafía original incorrecta [Art. 32.4], no entra en homonimia y no puede usarse como un nombre de sustitución…". En consecuencia, se recomienda evitar el uso de la grafía *O. sanpabloetlarum* para referirse o citar a esta especie en futuros estudios para evitar confusiones.

103. *O. santamariensis* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2020

OAX.

*Onthophagus santamariensis* Moctezuma *et al*., 2020: 284 (Figura 17); Moctezuma 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie probablemente se encuentra localizada en el extremo sur del estado de Veracruz, ya que fue descrita cerca de la frontera con Oaxaca, en la región del Uxpanapa. Moctezuma *et al*. (2020) incorrectamente clasificaron a esta especie dentro del patrón de distribución neotropical típico.

104. *O. schaefferi* Howden y Cartwright, 1963

VER; Estados Unidos.

*Onthophagus schaefferi* Howden y Cartwright, 1963: 88; Halffter y Matthews 1966; Howden y Scholtz 1986; Deloya 1992b; Zunino y Halffter 1997; Halffter y Arellano 2002; Zunino 2003; Morón 2004; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Escobar *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Mora-Aguilar y Montes de Oca 2009; Deloya-López 2011; Márquez *et al*. 2017; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Bezanson y Floate 2019; Rivera-Gasperín y Escobar-Hernández 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

105. *O. semiopacus* Harold, 1869

GRO, OAX.

*Onthophagus semiopacus* Harold, 1869: 509; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Zunino y Halffter 1988a; Delgado 1997; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Moctezuma *et al*. 2016a; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; 2020b; 2020c; Morrone 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Verdú *et al*. (2007), Halffter *et al*. (2012) y Márquez *et al*. (2017) citaron erróneamente a esta especie de Hidalgo. Es posible que estos registros correspondan a *O. hidalgos* u *O. potosinus*.

106. *O. sharpi* Harold, 1875

CHIS; Belice, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador.

*Onthophagus sharpi* Harold, 1875: 138; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Goidanich y Malan 1964; Halffter y Matthews 1966; Howden y Young 1981; Young 1981; Gill 1991; Delgado y Deloya 1990; Hanski y Cambefort 1991; Thomas 1993; Delgado 1995; Zunino y Halffter 1997; Emlen 2000; 2001; Escobar 2000; Kohlmann y Solís 2001; Medina *et al*. 2001; Maes 1999; Zunino 2003; Krajcik 2006; Kohlmann *et al*. 2007; Noriega *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Tarasov y Solodovnikov 2011; Solís y Kohlmann 2012; Latha *et al*. 2016; Chamorro *et al*. 2018; 2019; Sánchez-Hernández *et al*. 2020; Schwery y O'Meara 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas.

107. *O. skelleyi* Sánchez-Huerta, Zunino y Halffter, 2018

QRO.

*Onthophagus skelleyi* Sánchez-Huerta *et al*., 2018: 408; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

108. *O. subcancer* Howden, 1973
OAX, PUE, VER.
*Onthophagus subcancer* Howden, 1973: 335; Delgado y Deloya 1990; Zunino y Halffter 1997; Zunino 2003; Pineda *et al*. 2005; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Halffter *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya-López 2011; Rös *et al*. 2012; Alvarado *et al*. 2014; Pinilla-Buitrago *et al*. 2018; Delgado y Mora-Aguilar 2019; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2019b; Salomão *et al*. 2021.
Patrón de distribución: Paleoamericano mesoamericano.

109. *O. subopacus* Robinson, 1940
DGO, JAL, SON; Estados Unidos.
*Onthophagus subopacus* Robinson, 1940: 142; Howden y Cartwright 1963; Delgado 1997; Zunino y Halffter 1997; Navarrete-Heredia *et al*. 2001; Zunino 2003; Howden y Génier 2004; Krajcik 2006; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Bezanson y Floate 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

110. *O. tarascus* Zunino y Halffter, 1988
MICH.
*Onthophagus tarascus* Zunino y Halffter, 1988a: 153; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Deloya *et al*. 2016; Halffter *et al*. 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Autores previos consideraban que esta especie tenía dos subespecies: *tarascus* y *jaliscensis*. Estos taxa son considerados como especies validas en la actualidad (ver Halffter *et al*. 2019).

111. *O. totonicapamus* Bates, 1887
CHIS; Guatemala.
*Onthophagus totonicapamus* Bates, 1887: 80; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Zunino y Halffter 1988a; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

112. *O. totonacus* Moctezuma y Halffter, 2021
VER.
*Onthophagus totonacus* Moctezuma y Halffter, 2021 (Figura 18).
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Esta especie fue confundida con *O. eulophus* por autores previos (ver Moctezuma y Halffter 2021).

113. *O. undulans* Zunino y Halffter, 1988
GRO.
*Onthophagus undulans* Zunino y Halffter, 1988a: 136; Boucomont y Gillet 1927; Boucomont 1932; Blackwelder 1944; Anduaga 2000; Zunino 2003; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Halffter *et al*. 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Autores previos consideraban que esta especie tenía dos subespecies: *undulans* y *oaxacanus*. Ambos taxa son considerados como especies validas en la actualidad (ver Halffter *et al*. 2019).

114. *O. veracruzensis* Delgado y Pensado, 1988
CHIS, VER.
*Onthophagus veracruzensis* Delgado y Pensado, 1988: 76; Krajcik 2006; Delgado *et al*. 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Deloya-López 2011; Rivera *et al*. 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Deloya-López (2011) utilizó la grafía posterior incorrecta "*veracruzcensis*".

115. *O. vespertilio* Howden, Cartwright y Halffter, 1956
GRO.
*Onthophagus vespertilio* Howden *et al*., 1956: 2; Halffter y Matthews 1966; Zunino 1980; Reddell 1981; Paulian 1988; Zunino y Halffter 1988a; 1988b; 2007; Zunino 2003; Morón 2004; Hoffmann *et al*. 2004; Krajcik 2006; López-Guerrero y Zunino 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Jiménez-Sánchez *et al*. 2009; Slay *et al*. 2012; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Márquez *et al*. 2017; Halffter *et al*. 2019.
Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.
Comentarios: Jiménez-Sánchez *et al*. (2009) y Deloya y Covarrubias-Melgar (2014) citaron erróneamente a esta especie para el Estado de México.

116. *O. villanuevai* Delgado y Deloya, 1990
GRO, OAX.
*Onthophagus villanuevai* Delgado y Deloya, 1990: 212 (Figura 19); Morón 1993; Delgado 1995; 1997; Navarrete-Heredia y Galindo-Miranda 1997; Zunino y Halffter 1997; Anduaga 2000; Zunino 2003; Krajcik 2006; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Halffter y Halffter 2009; Deloya *et al*. 2013; Deloya y Covarrubias-Melgar 2014; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2017.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

117. *O. violetae* Zunino y Halffter, 1997
¿CHIS?, VER.
*Onthophagus violetae* Zunino y Halffter, 1997: 174; Zunino 2003; Krajcik 2006; Deloya *et al*. 2007; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Barragán *et al*. 2011; Deloya-López 2011; Arellano *et al*. 2013; Salomão *et al*. 2020; Sánchez-Hernández *et al*. 2020.
Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.
Comentarios: Esta especie requiere de revisión taxonómica, ya que es posible que se trate de un complejo de especies crípticas. Arellano *et al*. (2013) y Sánchez-Hernández *et al*. (2020) citaron a esta especie de Chiapas. Sin embargo, este

registro es dudoso ya que *O. violetae* parece ser un endémico de los bosques tropicales húmedos de Los Tuxtlas, Veracruz, mientras que Arellano *et al*. (2013) estudiaron una comunidad de bosque tropical seco de Chiapas.

118. *O. viridichevrolati* Moctezuma y Halffter, 2020

JAL.

*Onthophagus viridichevrolati* Moctezuma y Halffter, 2020b: 258.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

Comentarios: Autores previos consideraban a esta especie como una población de *O. chevrolati* (ver Moctezuma y Halffter 2020b).

119. *O. yucatanus* Delgado, Peraza y Deloya, 2006

CAM, CHIS, QR, YUC; Belice, Guatemala.

*Onthophagus yucatanus* Delgado *et al*., 2006: 6 (Figura 20); Pulido-Herrera y Zunino 2007; Navarrete y Halffter 2008; Navarrete-Gutiérrez y Halffter 2008; Barragán *et al*. 2011; Latha *et al*. 2016; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016; Sánchez-Hernández *et al*. 2018; 2020; Capello y Halffter 2019; Santos-Heredia *et al*. 2019; Moctezuma *et al*. 2020; Rivera *et al*. 2020.

Patrón de distribución: Paleoamericano tropical.

120. *O. zapotecus* Zunino y Halffter, 1988

OAX.

*Onthophagus zapotecus* Zunino y Halffter, 1988c: 137; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Gasca-Álvarez *et al*. 2018; Kohlmann *et al*. 2018; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Salomão *et al*. 2021.

Patrón de distribución: Paleoamericano de montaña.

**Registros dudosos y erróneos**

1. *O. atrosericeus* Boucomont, 1932

Diversos autores sugieren que esta especie se encuentra presente en México, particularmente en el estado de Chiapas (Halffter *et al*. 1992; Pulido-Herrera y Zunino 2007; Sánchez-Hernández *et al*. 2017). Sin embargo, Sánchez-Hernández *et al*. (2020) sugieren que la cita de esta especie para México es errónea.

2. *O. cavernicollis* Howden y Cartwright, 1963

Pulido-Herrera y Zunino (2007) sugieren que esta especie se encuentra en México. Sin embargo, en la literatura citada por ellos no se ha encontrado alguna referencia que indique que la especie en cuestión se presenta en tal país. Por otra parte, Slay *et al*. (2012) indicaron que esta especie se encuentra únicamente en Estados Unidos.

3. *O. curvicornis* Latreille, 1811

Zunino (2003), Pulido-Herrera y Zunino (2007), Deloya-López (2011) y Morón *et al*. (2013) sugieren que esta especie se localiza en México, particularmente en la Ciudad de México, Hidalgo, Puebla y Veracruz. Sin embargo, Chamorro *et al*. (2019) precisaron que la distribución de *O. curvicornis* se restringe a Colombia, Ecuador y Venezuela.

4. *O. dicranius* Bates, 1887

Pulido-Herrera y Zunino (2007) y Deloya-López (2011) citaron erróneamente a esta especie para México. Estos registros podrían corresponder a *O. petenensis* u *O. chinantecus*.

5. *O. nyctopus* Bates, 1887

Rossini *et al*. (2018b) sugieren que la presencia de esta especie en México es dudosa y necesita confirmación.

6. *O. praecellens* Bates, 1887

Thomas (1993) y Jiménez-Sánchez *et al*. (2009) citaron erróneamente a esta especie para los estados de Chiapas y México, respectivamente.

7. *O. rhinophyllus* Harold, 1868

Pulido-Herrera y Zunino (2007) y Pinilla-Buitrago *et al*. (2018) citaron erróneamente a esta especie para México. Zunino (1981) indicó que los registros de *O. rhinophyllus* de México corresponden a *O. maya*, mientras que *O. rhinophyllus* se encuentra distribuido en Colombia y Venezuela (Delgado *et al*. 2006; Sánchez-Hernández *et al*. 2020).

8. *O. subtropicus* Howden y Cartwright, 1963

Halffter *et al*. (2008) y Márquez *et al*. (2017) citaron a esta especie para Hidalgo. Sin embargo, este registro se necesita verificar, ya que es un registro atípico dentro del área de distribución de esta especie, que se conoce únicamente de Texas, Estados Unidos (Howden y Cartwright 1963; Zunino y Halffter 1988a).

***Onthophagus mesoamericanus* Zunino y Halffter, 1988 especie valida**

Con el motivo de elaborar la presente lista actualizada de los *Onthophagus* de México e incluir los sinónimos de cada especie, se revisó el caso de *Onthophagus mesoamericanus* Zunino y Halffter, 1988 (Figuras 25–27). Esta especie fue descrita originalmente por Zunino y Halffter (1988a: 123), quienes se basaron en tres especímenes provenientes de Costa Rica. De acuerdo con estos autores, el holotipo es un macho *major* (Figuras 25–27) que fue depositado en la Colección Personal del Dr. Gonzalo Halffter (examinado), mientras que los paratipos se encontraban en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París (no examinados).

Posteriormente, Kohlmann y Solís (2001: 196) propusieron a *O. mesoamericanus* (Figuras 25–27) como un sinónimo subjetivo más moderno de *O. cyanellus* (Figuras 21–24). De acuerdo con estos autores, los paratipos de *O. mesoamericanus*, el lectotipo de *O. cyanellus* (Figura 21), y especímenes adicionales provenientes de Costa Rica fueron revisados. Kohlmann y Solís (2001) sugirieron que los caracteres morfológicos que distinguen a *O. mesoamericanus* (como son la coloración verde serícea, el margen del clípeo y declive pronotal casi negros, y la quilla frontal del macho inerme; Figura 25), son parte de la variación intrapoblacional de *O. cyanellus* (Figuras 21–22). Sin embargo, estos autores no proporcionaron ilustraciones de la variabilidad de la especie para soportar su propuesta. Adicionalmente, Kohlmann y Solís (2001) omitieron la revisión del holotipo de *O. mesoamericanus* (Figura 25) y la examinación de las estructuras genitales (Figuras 26–27); así como omitieron la revisión de la genitalia de *O. cyanellus* (Figuras 23–24).

De forma subsecuente, Pulido-Herrera y Zunino (2007) incluyeron a *O. mesoamericanus* (Figura 25) como especie válida en su catálogo de los Onthophagini de América, pero no proporcionaron información para justificar el por qué desconocen la sinonimia previamente propuesta por Kohlmann y Solís (2001). Posteriormente, Solís y Kohlmann (2012) comentaron que revisaron nuevamente el material proveniente de la región de Cedros, Costa Rica, donde se localiza la localidad tipo de *O. mesoamericanus* (Figura 25). Estos autores sugirieron reiteradamente que la sinonimia de *O. mesoamericanus* (Figura 25) y *O. cyanellus* (Figuras 21–22) debería ser válida. Sin embargo, Solís y Kohlmann (2012) omitieron nuevamente la revisión del holotipo de *O. mesoamericanus* (Figura 25) y el estudio de material de *O. cyanellus* proveniente de toda su área de distribución. Por otra parte, Solís y Kohlmann (2012) prescindieron nuevamente de la presentación de material gráfico que soportara su decisión y de la revisión de la genitalia (Figuras 23–24, 26–27) de las especies en cuestión.

De acuerdo con el artículo 72.10 del Código Internacional de Nomenclatura Zoologica (CINZ, 1999), los tipos portanombre son los modelos internacionales de referencia que proporcionan objetividad a la nomenclatura zoológica. En consecuencia, los estudios de Kohlmann y Solís (2001) y Solís y Kohlmann (2012) carecen de una pieza clave, como lo es el estudio del holotipo de *O. mesoamericanus* (Figura 25). Para el presente estudio el holotipo de *O. mesoamericanus* fue examinado (Figura 25), y el lectotipo de *O. cyanellus* (Figura 21) fue revisado mediante registro fotográfico. Adicionalmente, fue examinado el registro fotográfico disponible en Bold Systems de dos hembras de *O. mesoamericanus* (ASSCR1194-11 y ASSCR1192-11; Barcode Index Number Registry For BOLD: ABA7531); así como fueron revisados distintos especímenes machos (Figura 22) y hembras de *O. cyanellus* provenientes de Chiapas (20 especímenes), Oaxaca (300 especímenes), Veracruz (50 especímenes), Puebla (20 especímenes), Costa Rica (20 especímenes) y Panamá (10 especímenes). Estos especímenes se encuentran resguardados en la Colección Entomológica “Dr. Miguel Ángel Morón Ríos” del Instituto de Ecología A.C., y en las colecciones personales del Dr. Gonzalo Halffter, del M. en C. José Luis Sánchez-Huerta y del autor del presente estudio.

De acuerdo con los especímenes revisados, ningún ejemplar de *O. cyanellus* (Figuras 21–22) mostró los caracteres que distinguen al holotipo de *O. mesoamericanus* (Figura 25), como son la coloración verde serícea, y el margen del clípeo y el declive pronotal casi negros. Algunos machos *minor* de *O. cyanellus* muestran la quilla frontal inerme. Sin embargo, todos los machos *major* que de *O. cyanellus* fueron examinados presentaron dos tubérculos triangulares posicionados en los extremos laterales de la quilla frontal (Figuras 21–22). Los caracteres diagnósticos externos de los machos *minor* de *O. cyanellus* y especies relacionadas usualmente se encuentran fuertemente reducidos, por lo que no se recomienda su consideración para delimitar especies o tomar decisiones taxonómicas y nomenclaturales (Zunino y Halffter 1988a; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2020c). La coloración de los ejemplares de *O. cyanellus* que fue típicamente azul obscuro (Figuras 21–22) en los especímenes examinados, y nunca mostró las tonalidades de color verde seríceo típicas de *O. mesoamericanus* (Figura 25).

Además de los caracteres que fueron propuestos originalmente para separar a *O. cyanellus* y *O. mesoamericanus* (Zunino y Halffter 1988a), se proponen los siguientes caracteres externos de los machos *major*: Los tubérculos secundarios del pronoto están más fuertemente desarrollados en *O. cyanellus* (Figuras 21–22) que en *O. mesoamericanus* (Figura 25). El borde frontal de la proyección pronotal de *O. cyanellus* es casi recto o convexo (Figuras 21–22), mientras que en *O. mesoamericanus* muestra una concavidad anterior o incluso dos tubérculos frontales (Figura 25). La proyección pronotal de *O. mesoamericanus* (Figura 25) es más robusta que la de *O. cyanellus* (Figuras 21–22). Finalmente, la carina frontal está más fuertemente sinuada en la porción media de *O. mesoamericanus* (Figura 25) que en *O. cyanellus* (Figuras 21–22).

Adicionalmente, los siguientes caracteres genitales masculinos se sugieren para diagnosticar a las dos especies: El ángulo ventral de los parámeros de *O. mesoamericanus* es ligeramente agudo (Figura 26), mientras que en *O. cyanellus* es casi recto (Figura 23). El ápice de los parámeros es distintamente trapezoidal en *O. mesoamericanus* (Figura 26), mientras que la misma estructura es convexa pero no trapezoidal en *O. cyanellus* (Figura 23). Los dientes apicales de los parámeros son menos robustos en *O. mesoamericanus* (Figura 26).

Halffter *et al*. (2019) comentaron que el endofalito copulador del holotipo de *O. mesoamericanus* fue roto durante la disección y preparación original del espécimen (Figura 27), lo que evito temporalmente su examinación. Durante la examinación del holotipo anteriormente mencionado para el presente estudio se corroboró que el endofalito copulador se encuentra parcialmente roto en el lóbulo derecho (señalado con la elipse azul en la Figura 27). Sin embargo, esta estructura carece de valor taxonómico para *O. cyanellus* y sus especies relacionadas. Por otra parte, se preservó la integridad de los caracteres morfológicos de la quilla media, del lóbulo izquierdo, y del endofalito adicional medio. Se considera que estas estructuras son importantes para la determinación taxonómica y delimitación de especies de *Onthophagus* del continente americano (Zunino y Halffter 1988a; Howden y Gill 1993; Génier y Howden 1999; Arriaga *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016; Génier 2017; Rossini *et al*. 2018a; 2018b; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; 2019b; 2020a; 2020b; 2020c; 2021).

De esta forma, el lóbulo inferior izquierdo del endofalito copulador se encuentra pobremente desarrollado en *O. mesoamericanus* (Figura 27), mientras que esta estructura se encuentra fuertemente desarrollada en *O. cyanellus* (Figura 24); la quilla media del endofalito copulador de *O. mesoamericanus* se encuentra pobremente desarrollada y muestra únicamente un pliegue (Figura 27), mientras que la quilla media de *O. cyanellus* se encuentra fuertemente desarrollada y muestra dos pliegues distintos (Figura 24). Finalmente, el endofalito adicional medio de *O. mesoame-*

*ricanus* muestra una forma obtusamente cuadrada (Figura 27); mientras que esta estructura tiene una fuerte concavidad media en *O. cyanellus*, lo que le confiere una forma de herradura (Figura 24).

Tomando en cuenta las consideraciones expuestas en los párrafos anteriores, y los caracteres morfológicos provenientes de la gran cantidad de ejemplares examinados en la presente contribución, se considera que existe suficiente evidencia para resucitar a *O. mesoamericanus* de la sinonimia previamente propuesta por Kohlmann y Solís (2001) y Solís y Kohlmann (2012). Esta decisión está basada principalmente en las diferencias presentes en el endofalito copulador y en el endofalito adicional medio (Figuras 24 y 27). Si bien, es posible que los caracteres diagnósticos externos puedan prestarse a confusión en especies cercanamente relacionadas del género *Onthophagus*, los caracteres de la genitalia suelen ser decisivos en la corroboración de la determinación taxonómica de sus especies; así como, en el descubrimiento de nuevos taxa (Zunino y Halffter 1988a; Howden y Gill 1993; Génier y Howden 1999; Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016; Génier 2017; Rossini *et al*. 2018a; 2018b; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2020c).

A pesar de que *O. cyanellus* y *O. mesoamericanus* podrían tener un área de simpatría en Costa Rica (Kohlmann y Solís 2001), las diferencias observadas en el edeago y los endofalitos (Figuras 23–24, 26–27) sugieren que podría existir un aislamiento reproductivo entre ambas especies. Estas estructuras morfológicas están relacionadas con la elaboración del espermatóforo y su depósito en el interior de la hembra, son heredadas como unidades funcionales, y son objeto de selección sexual postcopulatoria ya que su alineamiento correcto permite la inseminación (Werner y Simmons 2008). Por otra parte, se ha demostrado que la morfología genital de los *Onthophagus* tiene una fuerte señal filogenética (Tarasov y Solodovnikov 2011; Tarasov y Dimitrov 2016); así como, la genitalia de *Onthophagus* muestra niveles elevados de variación interespecífica (Zunino y Halffter 1988a; Howden y Gill 1993; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2021; Moretto y Génier 2020).

## DISCUSIÓN

### Compilación del listado de especies

Gracias a la presente contribución, fue posible sintetizar el conocimiento actual sobre las especies del género *Onthophagus* reportadas para México. Este listado actualizado toma en consideración los numerosos descubrimientos y cambios propuestos en la literatura reciente; así como, cubre la mayor parte de la literatura relevante sobre el género en México y otros países, incluyendo numerosos estudios taxonómicos y ecológicos. Y es aquí donde radica la principal limitación de este estudio, ya que se basó únicamente en literatura publicada y se evitó deliberadamente la consulta de bases de datos disponibles, como son Global Biodiversity Information Facility y Escobar *et al*. (2015). Se tomó esta decisión debido a que las bases de datos anteriormente mencionadas presentan numerosos problemas; como son los errores de determinación taxonómica, errores en las localidades de distribución de las especies, y una falta de actualización en los taxa reconocidos actualmente. En consecuencia, estas bases de datos requieren de un importante proceso de depuración y revisión por parte de taxónomos expertos antes de ser utilizadas de forma confiable. Estos problemas no son únicos del género *Onthophagus*, sino que también se extienden a otros géneros de escarabajos del estiércol como *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Lizardo *et al*. 2017), y probablemente a toda la subfamilia Scarabaeinae.

### Riqueza de especies de México

Actualmente se considera que existen unas 193 especies descritas de *Onthophagus* en América (Moctezuma y Halffter 2021; presente estudio). México muestra una riqueza de especies realmente notable con 120 especies, albergando a aproximadamente el 62% de los *Onthophagus* del continente y superando por mucho a otros grandes países americanos, tales como Canadá, Estados Unidos, Colombia, Ecuador, Perú y Brasil (cuadro 1). Tomando en cuenta el estado actual del conocimiento, es posible concluir que México es el principal centro de diversificación del género *Onthophagus* en el Nuevo Mundo. Aunque se tiene conocimiento de que existen al menos 22 especies sin describir en América (Creedy y Mann 2011; Rossini *et al*. 2018b; Moctezuma 2021), este hecho no cambiaría la preponderancia de la diversidad de *Onthophagus* de México. Por otra parte, en la actualidad se encuentran en proceso de descripción diversas especies que provienen de México, por lo que la riqueza de especies de este país seguirá incrementándose en años próximos.

Ha habido un incremento notable en el número de especies de México desde los estudios de Zunino (2003) y Pulido-Herrera y Zunino (2007), quienes reportaron 77 y 91 especies, respectivamente. Este incremento se puede asociar a diversas razones. Una de ellas, es el reconocimiento de numerosas especies crípticas dentro del conocido grupo de especies de *O. chevrolati*, especies que se encontraban relegadas al rango de subespecie, razón por la que usualmente pasaban desapercibidas a pesar de que en muchos casos representan endemismos muy distintivos de regiones montañosas aisladas de México (Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019). Otra razón es la aparición de numerosas descripciones aisladas de especies (Arriaga-Jiménez *et al*. 2016; Moctezuma *et al*. 2016a; 2020; Delgado y Mora-Aguilar 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; 2019b; 2020c); así como de estudios taxonómicos más completos (Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2021).

Algunos estudios ecológicos han tenido un papel importante en su aportación al incremento del conocimiento de los *Onthophagus* de México. Por ejemplo, el trabajo de Moctezuma *et al*. (2016b) en dos montañas de la región central de Puebla derivó en el descubrimiento de *O. bolivari*, *O. clavijeroi* y *O. martinpierai*. Otro caso es el estudio de Joaqui *et al*. (2021) en el Pico de Orizaba, que produjo el descubrimiento de *O. orizabensis* y *O. totonacus*. Finalmente, un caso realmente notable es el análisis de los Scarabaeinae de la región de Los Chimalapas en Oaxaca (Moctezuma 2021),

que trajo a la luz al menos cuatro especies nuevas (*O. chinantecus*, *O. istmenus*, *O. santamariensis* y una especie relacionada con *O. neomirabilis*). A su vez, la examinación de los especímenes colectados para el estudio de los Chimalapas (Moctezuma 2021), así como su comparación con especímenes de otras regiones, tuvo como consecuencia el descubrimiento de *O. sancristobalensis* y *O pseudoguatemalensis*. Algunos estudios ecológicos han representado aportaciones notables al conocimiento de algunos estados en particular, aunque no deriven en el descubrimiento de especies nuevas. Tal sería el caso de la región de Calakmul en Campeche analizada por Capello y Halffter (2019), o La Selva Lacandona en Chiapas (Navarrete y Halffter 2008; Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016). Es importante considerar que no en todos los estados de la República Mexicana se ha realizado un esfuerzo de muestreo uniforme, pues existen numerosas regiones poco colectadas o inexploradas desde el punto de vista entomológico (Escobar *et al*. 2009). Futuros muestreos en áreas poco exploradas de México podrían derivar en el descubrimiento de nuevos taxa.

**Causas ecológicas y biogeográficas de la diversidad de *Onthophagus* en México**

La enorme diversidad de *Onthophagus* de México puede ser explicada por distintos factores. Uno de estos factores es que México es un mosaico biótico altamente heterogéneo (Morrone 2019), pues en su territorio se encuentran diversos tipos de vegetación, que van desde los desiertos, matorrales y pastizales, hasta bosques templados y tropicales (Rzedowski 2006). Recientemente, se ha sugerido que una elevada heterogeneidad ambiental puede relacionarse con una elevada riqueza de especies de los escarabajos del estiércol del neotrópico (Pessoa *et al*. 2020). Por otra parte, México es un país que posee numerosos sistemas montañosos, que presentan condiciones climáticas tanto tropicales como templadas (Mastretta-Yanes *et al*. 2015; Halffter y Morrone 2017; Morrone 2019; 2020). Estos sistemas montañosos representan un espacio geográfico de alta complejidad, que ha favorecido distintos procesos biogeográficos y evolutivos a lo largo de periodos geológicos anteriores; como son la dispersión, la fragmentación, el aislamiento y la especiación por vicarianza (Mastretta-Yanes *et al*. 2015; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2019; 2020). Estos procesos han promovido la aparición de un elevado número de endemismos adaptados exclusivamente a las zonas montañosas de México (Mastretta-Yanes 2015; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Morrone 2020), como son la mayoría de las especies relacionadas con *O. chevrolati* (cuadro 2; Zunino y Halffter 1988a; Halffter *et al*. 2019; Joaqui *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b). El alto número de endemismos de montaña de *Onthophagus* promueve a su vez un elevado recambio de especies entre las distintas zonas montañosas de México (Moctezuma *et al*. 2018; Arriaga-Jiménez *et al*. 2018).

Por otra parte, México es parte de la Zona de Transición Mexicana, la que es considerada como un espacio geográfico donde interactúan y se sobrelapan biotas con historias biogeográficas y evolutivas distintas (Lobo y Halffter 2000; Mastretta-Yanes *et al*. 2015; Halffter 2017; 2019; Halffter y Morrone 2017; Morrone 2019; 2020; Joaqui *et al*. 2021). En este aspecto, todos los *Onthophagus* de México y del Nuevo Mundo forman parte del patrón de distribución o cenocrón paleoamericano (Zunino y Halffter 1988a; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019 Morrone 2020). A su vez, los *Onthophagus* se clasifican en los subpatrones paleoamericano de montaña, paleoamericano del Altiplano Mexicano, paleoamericano tropical, paleoamericano mesoamericano y paleoamericano bajacaliforniano (cuadro 2; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; Morrone 2020). Cada subpatrón paleoamericano incluye a especies que hipotéticamente evolucionaron bajo condiciones ecológicas y geográficas diferentes (Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; Morrone 2020), e incluso en periodos geológicos distintos (Halffter 2017; 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; Moctezuma *et al*. 2019; Morrone 2019; 2020).

**Distribución paleoamericana tropical *vs* distribución boreotropical en *Onthophagus***

Recientemente, un grupo de autores (Kohlmann *et al*. 2019) sugirió que el concepto de distribución boreotropical debería sustituir al concepto de distribución paleoamericana tropical para referirse a algunas especies americanas del género *Onthophagus*, debido a que lo consideran como un concepto "mejor" fundamentado. La hipótesis de la distribución boreotropical sugiere que una franja continua de bosque boreotropical se extendió completamente sobre el hemisferio norte durante el Cenozoico temprano (Wolfe 1978; Sanmartín *et al*. 2001). Posteriormente, el cambio en las condiciones climáticas provocó la desaparición y retracción del bosque boreotropical, promoviendo el aislamiento y especiación por vicarianza de los organismos asociados con él (Wolfe 1978). Como consecuencia, existen en la actualidad grupos de organismos que tienen su centro de diversificación en las porciones tropicales de Norteamérica, aparecen en el registro fósil durante el Paleoceno temprano, y tienen a sus grupos hermanos en las regiones paleotropicales y especies derivadas en Sudamérica (Lavin y Luckow 1993).

Sin embargo, la hipótesis de distribución boreotropical no es apoyada por los conocimientos actuales que giran en torno a los *Onthophagus* de América. Kohlmann *et al*. (2019) soportaron sus conclusiones con el estudio de Howden y Gill (1993), e ignoraron las hipótesis filogenéticas más recientes (como Breeschoten *et al*., 2016). Howden y Gill (1993) sugirieron que los *Onthophagus* americanos provienen de al menos 20 ancestros distintos, contrario a las hipótesis filogenéticas más recientes que sugieren que este género conforma una unidad monofilética (Emlen *et al*. 2005; Breeschoten *et al*. 2016; Schwery y O'Meara 2021). Breeschoten *et al*. (2016) y Moctezuma *et al*. (2019) sugieren que el género *Onthophagus* apareció en América durante el Oligoceno, en un periodo muy posterior a la expansión y subsecuente retracción de los bosques boreotropicales (Wolfe 1978; Sanmartín *et al*. 2001). Asimismo, los grupos hermanos de los *Onthophagus* americanos se encuentran

probablemente en Australia (Breeschoten *et al*. 2016) o en Asia (Schwery y O'Meara 2021), fuera de los paleotrópicos.

Por otra parte, diversas reconstrucciones paleoambientales sugieren que los bosques neotropicales húmedos de América aparecieron durante el Paleoceno-Oligoceno (Solórzano-Kraemer 2007; Jaramillo 2019; Carvalho *et al*. 2021), siendo este tipo de bosque el hábitat ideal para las especies paleoamericanas tropicales (Zunino y Halffter 1997), mientras que se ha sugerido que el ancestro de los *Onthophagus* americanos podría haber pertenecido al patrón paleoamericano tropical (Moctezuma *et al*. 2019). Además, no se conoce evidencia en el registro fósil para considerar que *Onthophagus* estuvo presente en América durante el Paleoceno temprano (Tarasov *et al*. 2016). Por último, el centro de diversificación de los *Onthophagus* paleoamericanos tropicales se encuentra en los bosques tropicales de Centroamérica y del norte de Sudamérica (Zunino y Halffter 1997; Kohlmann y Solís 2001); y no en Norteamérica tropical, como sugieren Kohlmann *et al*. (2019) y como sería de esperarse para un grupo boreotropical (Lavin y Luckow 1993). Tomando en cuenta los conocimientos actuales sobre los *Onthophagus* americanos, se puede concluir que no hay evidencias consistentes para considerarlos como un grupo boreotropical.

**Distribución estatal de la diversidad de *Onthophagus* de México**

Tomando en consideración la distribución estatal de la riqueza de especies de *Onthophagus* en la República Mexicana (cuadro 3), salta a primera vista que Oaxaca es el estado con mayor riqueza específica, con cerca del 38% de las especies del país. Este hecho sería de esperarse, ya que Oaxaca es considerado como el estado mexicano con mayor diversidad biológica para numerosos grupos de organismos (Peterson *et al*. 2003; García-Mendoza *et al*. 2004; Villaseñor y Ortiz 2014; Santos-Moreno *et al*. 2014). La diversidad de *Onthophagus* de Oaxaca es similar a la de Costa Rica, y mucho mayor que la países como Estados Unidos, Panamá, Colombia, Ecuador y Brasil.

El notable incremento de la diversidad de *Onthophagus* de Oaxaca en comparación con el estudio de Zunino (2003), quien reportó únicamente 28 especies, se debe a diversos factores. Uno de los factores es que se incrementó notablemente el número de descripciones de especies nuevas en años recientes (Arriaga-Jiménez *et al*. 2019; Delgado y Mora-Aguilar 2019; Moctezuma y Halffter 2019b; 2020b; Moctezuma *et al*. 2020). Por otra parte, ha incrementado el número de estudios faunísticos y ecológicos en Oaxaca, lo que ha conducido frecuentemente al descubrimiento de nuevos registros de especies y especies nuevas (Alvarado *et al*. 2014; Escobar-Hernández *et al*. 2019; Ramírez-Ponce *et al*. 2009; 2019; Moctezuma 2021). Debido a que diversos territorios y ecosistemas de Oaxaca permanecen inexplorados (Escobar *et al*. 2009), se esperaría que futuras prospecciones biológicas aporten numerosos descubrimientos adicionales.

Otros estados de gran relevancia por su número de especies son, en orden de importancia, Veracruz, Chiapas, y Puebla, todos con 30 o más especies (cuadro 2). La riqueza de especies de estos estados es comparable con la de Estados Unidos (cuadro 1). Junto con Oaxaca, estos estados también son considerados dentro de los más biológicamente diversos de la República Mexicana (Deloya 1992b; 2011; Llorente-Bousquets y Ocegueda 2008; Morón *et al*. 2013; Villaseñor y Ortiz 2014; Sánchez-Hernández *et al*. 2020).

En el aspecto contrario, destaca particularmente el estado de Baja California, donde no se ha encontrado ningún registro de especies de *Onthophagus* en su territorio, cuando al menos debería presentarse *O. cartwrighti* (Moctezuma y Halffter 2021). De forma interesante, una gran parte del país permanece pobremente estudiada (Escobar *et al*. 2009), pues numerosos estados como Aguascalientes, Baja California Sur, Chihuahua, Coahuila, Nayarit, Sonora, Tabasco, Zacatecas, Sinaloa, Guanajuato, Nuevo León, Tlaxcala y Quintana Roo presentan cinco especies o menos, mientras que en otras entidades como la Ciudad de México, Colima, Querétaro, Tamaulipas y Yucatán se han reportado entre seis y ocho especies únicamente.

Debido a que la mayor parte de los territorios inexplorados de México desde el punto de vista entomológico se encuentran en los estados del norte del país, se esperaría que su riqueza de especies se incremente con forme aumente el número de estudios realizados en sus territorios (Escobar et al. 2009). Existen distintas especies presentes en los Estados Unidos cuya distribución parece estar artificialmente limitada por la frontera de este país con México, como serían los casos de *O. arnetti* Howden y Cartwright, 1963; *O. knausi* Brown, 1927; *O. pennsylvanicus* Melsheimer, 1806; *O. subtropicus* Howden y Cartwright, 1963; y *O. velutinus* Horn, 1875 (Howden y Cartwright 1963; Zunino y Halffter 1988a). Por otra parte, hay especies reportadas exclusivamente para Estados Unidos y que están asociadas a roedores como *O. cynomysi* Brown, 1927; cuyo hospedero se encuentra también en México (Moctezuma y Halffter 2021).

Además, se esperaría que estados tropicales como Quintana Roo y Yucatán tuvieran una riqueza de especies similar a la de Campeche. Zunino (2003) no reportó ninguna especie de *Onthophagus* para Campeche, pero el estudio de Capello y Halffter (2019) incrementó notablemente el conocimiento de su fauna de *Onthophagus* y de Scarabaeinae en general. Aunque Tabasco tiene un territorio reducido, se esperaría que compartiera diversas especies de *Onthophagus* con los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Además, el estado de Nayarit podría albergar una diversidad similar a la de Jalisco y se esperaría que compartieran diversas especies.

**Endemismo**

De las 120 especies que se conocen para México, 85 son encontradas exclusivamente en este país. Es decir, más del 70% de los *Onthophagus* presentes en México son endémicos. Otro caso excepcional con un elevado número de endemismos es el de la fauna Australiana de *Onthophagus*, que presenta un porcentaje de endemismo mayor al 97% (Matthews 1972). El caso Australiano se relaciona notablemente con el aislamiento que ha sufrido por su situación insular, y

por su coevolución con una fauna de mamíferos dominada por marsupiales (Matthews 1972). Como se ha mencionado en párrafos anteriores, los sistemas montañosos han servido como un importante centro de aislamiento, diversificación y endemismo en el caso de México (Mastretta-Yanes *et al*. 2015; Halffter y Morrone 2017; Morrone 2020) lo que se ve evidenciado en el elevado número de especies paleoamericanas de montaña (cuadro 2).

En el caso de los estados de la República Mexicana, Oaxaca (15 especies) y Guerrero (9 especies) destacan por su elevado número de endemismos (cuadro 3). En estudios anteriores, se ha considerado al Eje Neovolcánico Transversal como el principal centro de diversificación de la fauna de *Onthophagus* de montaña (Zunino y Halffter 1988a; Halffter y Morrone 2017; Halffter *et al*. 2019). Sin embargo, los resultados del presente estudio evidencian que la Sierra Madre del Sur en los estados de Oaxaca y Guerrero y la Sierra Norte de Oaxaca también han sido importantes centros de diversificación para la fauna de *Onthophagus* de México. El elevado número de endemismos de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra Norte había pasado desapercibido, debido a que numerosas especies de Guerrero y Oaxaca se encontraban relegadas al rango de subespecie (Zunino y Halffter 1988a), hecho que fue recientemente corregido por Halffter *et al*. (2019).

## AGRADECIMIENTOS

La presente publicación está dedicada al Dr. Juan José Morrone, en honor a sus grandes contribuciones en el estudio de la biogeografía de Latinoamérica. Un agradecimiento especial al M. en C. José Luis Sánchez-Huerta por proveer distintas fotografías de especies mexicanas del género *Onthophagus* (*O. halffteri*, *O. incensus*, *O. istmenus*, *O. chevrolati*, *O. moroni*, *O. pseudofuscus*, *O. rhinolophus* y *O. santamariensis*); a Alfonso Aceves-Aparicio por las fotografías de *O. lecontei* y *O. mexicanus*; a Jiří Hájek (Národní Muzeum de Praga, República Checa) por las imágenes de *O. nudifrons*; al Dr. José Luis Navarrete-Heredia por su amable invitación para participar en el presente homenaje; y al Dr. Gonzalo Halffter por su amistad, asesoría y colaboración, que han derivado en la publicación reciente de distintos estudios sobre el género *Onthophagus* y en la revisión del holotipo de *O. mesoamericanus*. Finalmente, quisiera extender un agradecimiento a Mario Cupello (Universidade Federal do Paraná) por su amable apoyo para obtener las fotografías del lectotipo de *O. cyanellus*, actualmente depositado en el Natural History Museum de Londres.

## LITERATURA CITADA

Alvarado, F., F. Escobar and J. Montero-Muñoz. 2014. Diversity and biogeographical makeup of the dung beetle communities inhabiting two mountains in the Mexican Transition Zone. *Organisms Diversity and Evolution*, (14): 105-114.

Alvarado, F., E.R. Andrade, B.A. Santos, G. Prescott, G. Souza and F. Escobar. 2018a. Forest cover is more important than farmland heterogeneity and livestock intensification for the retention of dung beetle phylogenetic diversity. *Ecological Indicators*, (93): 524-532.

Alvarado, F., F. Escobar, D.R. Williams, V. Arroyo-Rodríguez and F. Escobar-Hernández. 2018b. The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical Biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 55(1): 185-194.

Alvarado, F., R.P. Salomão, Á. Hernández-Rivera and A.F. de Araujo Lira. 2020. Different responses of dung beetle diversity and feeding guilds from natural and disturbed habitats across a subtropical elevational gradient. *Acta Oecologica*, (104): 103533.

Amell-Caez, Y., I. deCastro-Arrazola, H. García, J.D. Monroy-G. and J.A. Noriega. 2019. Spatial diversity of dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in five ecoregions from Sucre, Colombian Caribbean coast. *Revista Colombiana de Entomología*, 45(2): e7963.

Andresen, S. 2008a. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed hábitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal of Insect Conservation*, (12): 639-650.

Andresen, S. 2008b. Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*, 1(2): 120-124.

Anduaga, S. 2000. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México con una compilación de las especies micetófagas. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (80): 119-130.

Anduaga, S. 2007. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en detritus de madrigueras de *Neotoma albigula* Hartley (Rodentia: Muridae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23(3): 143-144.

Anduaga, S. y G. Halffter. 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, (81): 186–197.

Aragón-García, A., A.M. Tapia-Rojas y B.C. Pérez-Torres. 2011. Insectos de Puebla. (pp. 142-148). En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Ed.). *La biodiversidad en Puebla: Estudio de estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Ciudad de México, Puebla.

Arellano, L. and G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (90): 27-76.

Arellano, L. Y C. Castillo-Guevara. 2004. Efecto de los incendios forestales no controlados en el ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque templado del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (85): 854-865.

Arellano, L., M. Favila and C. Huerta. 2004. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, (14): 601-615.

Arellano, L., J.L. León-Cortés and G. Halffter. 2008. Response of dung beetle assemblages to Landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*, (1): 253-262.

Arellano, L., A.J. Martínez, E. Lezama-Delgado and M. Zunino. 2009. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in rabbit dung heaps: First report for Mesoamerica. *The Coleopterists Bulletin*, 63(1): 101-104.

Arellano, L., J.L. León-Cortés, G. Halffter and J. Montero. 2013. *Acacia* woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (84): 650-660.

Arellano, L., M. Cruz-Rosales y C. Huerta. 2014. *El estiércol, material de desecho, de provecho y algo más…* Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

Arellano, L., C. Castillo-Guevara, C. Huerta, A. Germán-García and C. Lara. 2017. Nesting biology and life history of the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Animal Biology*, (67): 41-52.

Arellano, L., A. Díaz and F. Escobar-Hernández. 2020. XV. Escarabajos copronecrófagos. Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae y Silphidae. (pp. 204-215). En: Samain, M.S. and G. Castillo- Campos (Eds.). *Biodiversidad del Santuario del Bosque de Niebla, Xalapa, Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C, Xalapa.

Arias-Buriticá, J.A., P. Delgado-Gómez, F.A. González-A and F.Z. Vaz-de-Mello. 2011. New records of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) for Chocó department (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 27(3): 875-878.

Arriaga, A., G. Halffter and C. Moreno. 2012. Biogeographical affinities and species richness of copronecrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 519-529.

Arriaga-Jiménez, A., L. Roy, J.P. Lumaret and M. Bertrand. 2014. Phoretic Mexican macrochelids on high altitude ecosystems (Acari, Mesostigmata). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 119(3): 363-380.

Arriaga-Jiménez, A., V. Moctezuma, M. Rossini, M. Zunino and G. Halffter. 2016. A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its relationships and distribution. *Zootaxa*, 4072(1): 135-143.

Arriaga-Jiménez, A., M. Rös and G. Halffter. 2018. High variability of dung beetle diversity patterns at four mountains of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *PeerJ*, (6): e4468.

Arriaga-Jiménez, A., F. Escobar-Hernánez, M. Rös and B. Kohlmann. 2019. The establishment of the *Onthophagus anthracinus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex and the description of a new species. *The Canadian Entomologist*, 152(1): 1-17.

Balthasar, V. 1939. Neue Arten der palaearktischen und neotropischen coprophagen Scarabaeiden. *Entomologické Listy (Folia Entomologica)*, (2): 41-47.

Barbero, E. 2001. Scarabaeidae (Coleoptera) copronecrófagos interesantes del Departamento de Río San Juan, Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología*, (55-58): 11-21.

Barragán, F., C.E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter and D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE*, 6(3): e17976.

Barragán, F., C.E. Moreno, F. Escobar, J. Bueno-Villegas and G. Halffter. 2014. The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography*, (41): 1991-2002.

Basto-Estrella, G.S., R.I. Rodríguez-Vivas, H. Delfín-González and E. Reyes-Novelo. 2013. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) diversity and seasonality in response to use of macrocyclic lactones at cattle ranches in the mexican neotropics. *Insect Conservation and Diversity*, (7): 73-81.

Bates, H.W. 1887. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. II. Part 2. Pectinicornia and Lamellicornia*. Taylor and Francis, Londres.

Bezanson, G.A. and K.D. Floate. 2019. An updated checklist of the Coleoptera associated with livestogk dung on pastures in America north of Mexico. *The Coleopterist Bulletin*, 73(3): 655-683.

Blackwelder, R.E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Part 2. *Bulletin of the United States National Museum*, (185): 189-341.

Blanco-Casanova, J.L. 1988. Catálogo de los Scarabaeidae (Coleoptera) coprófagos y necrófagos del estado del Táchira, Venezuela. Parte II. *Revista Científica Unet*, 2(1): 39-48.

Boucomont, A. 1932. Synopsis des *Onthophagus* d'Amérique du Sud (Col. Scarab). *Annales de la Société Entomologique de France*, (101): 293-332.

Boucomont, A. et J.J.E. Gillet. 1927. Fam. Scarabaeidae. Subfam. Coprinae II. (pp. 103-263). En: Gillet J.J.E y A. Boucomont. *Coleopterorum Catalogus. Scarabaeidae: Coprinae, Termitotroginae (Partes 38 et 90).* W. Junk, Berlin.

Breeschoten, T., C. Doorenweerd, S. Tarasov and A.P. Vogler. 2016. Phylogenetics and biogeography of the dung beetle genus *Onthophagus* inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, (105): 86-95.

Brown, W.J. 1927. Four new species of *Onthophagus* (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, (59): 128-133.

Bustos, L. y A. Lopera. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). (pp. 59-65). En: Onore, G., P. Reyes-Castillo y M. Zunino (Eds). *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. Monografías 3ercer Milenio M3M y Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Cambefort, Y. 1991. Chapter 4. Biogeography and Evolution. (pp. 51-67). En: Hanski, I. and Y. Cambefort (Eds.). Dung beetle ecology. Princeton University

Press, Princeton.

Campos, F. 1921. Estudios sobre la fauna entomológica del Ecuador. *Revista del Colegio Nacional Vicente Rocafuerte*, (6): 26–100.

Capello, V. y G. Halffter. 2019. Listado ilustrado de las especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México. *Dugesiana*, 26(2): 103-131.

Carrillo-Ruíz, H. y M.A. Morón. 2003. Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (88): 87-121.

Carrillo-Ruíz, H., I. Guerra-González, M. Sánchez-Carrillo, M.A. Morón y S.P. Rivas-Arancibia. 2017. Fauna de Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) de Calmeca, Tepexco, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 33(2): 251-265.

Carvajal, V., S. Villamarín y A.M. Ortega. 2011. *Escarabajos del Ecuador. Principales géneros. Serie Entomología, Número. 1*. Escuela Politécnica Nacional, Quito.

Carvalho, M.R., C. Jaramillo, F. de la Parra, D. Caballero-Rodríguez, F. Herrera, S. Wing, B.L. Turner, C. D'Apolito, M. Romero-Báez, P. Narváez, C. Martínez, M. Gutierrez, C. Labandeira, G. Bayona, M. Rueda, M. Paez-Reyes, D. Cárdenas, A. Duque, J.L. Crowley, Carlos Santos and Daniele Silvestro. 2021. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical Rainforests. *Science*, (372): 63-68.

Celi, J., E. Ternerus, J. Torres and M. Ortega. 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) diversity in an altitudinal gradient in the Cutucú Range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Lyonia*, 7(2): 37-52.

Chamorro, W., D. Marín-Armijos, V. Granda and F.Z. Vaz-de-Mello. 2018. Listado de especies y clave de géneros y subgéneros de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) presentes y presuntos para Ecuador. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(1): 72-100.

Chamorro, W., D. Marín-Armijos, A. Asenjo and F.Z. Vaz-de-Mello. 2019. Scarabaeinae dung beetles from Ecuador: a catalog, nomenclatural acts, and distribution records. *ZooKeys*, (826): 1-343.

Cokendolpher, J.C. and V.J. Polyak. 1996. Biology of the caves at Sinkhole Flat, Eddy county, New Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*, 58(3): 181-192.

Creedy, T.J. and D.J. Mann. 2011. *Identification guide to the Scarabaeinae dung beetles of Cusuco National Park, Honduras. Version 1.0*. Operation Wallacea, Lincolnshire.

Cultid-Medina, C.A., C.A. Medina-Uribe, B.G. Martínez-Quintero, A.F. Escobar-Villa, L.M. Constantino and N.J. Betancur-Posada. 2012. *Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del Eje Cafetero: guía para el estudio ecológico*. Wildlife Conservation Society Colombia- CENICAFÉ-Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, Villa María.

Delgado, J.M., A.E. Castro-Ramírez, M.A. Morón y L. Ruiz-Montoya. 2012a. Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 28(1): 185-210.

Delgado, L. 1995. *Onthophagus luismargaritorum*, nueva especie mexicana del grupo *clypeatus* (Coleóptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, (94): 57-61.

Delgado, L. 1997. Distribución estatal de la diversidad y nuevos registros de Scarabaeidae (Coleoptera) Mexicanos. *Folia Entomológica Mexicana*, (99): 37-56.

Delgado, L. 1999. Una nueva especie de *Onthophagus* asociada a Madrigueras de mamíferos, con nuevos registros para otros Scarabaeinae mexicanos (Coleóptera: Scarabaeidae). *Dugesiana*, 6(1): 33-39.

Delgado, L. and F. Capistan. 1996. A new Mexican species of *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae) of the *chevrolati* group. *Revista Brasileira Entomologica*, 40(2): 157-158.

Delgado, L. and D. Curoe. 2014. Panamanian *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae): description of a new species, and a revised key to the especies. *Florida Entomologis*, 97(1): 61-67.

Delgado, L. y C. Deloya. 1990. Una nueva especie de *Onthophagus* Latreille, 1802, del grupo *clypeatus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 26(2): 211-216.

Delgado, L. y H.F. Howden. 2000. Una nueva especie de *Onthophagus* de México (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, (109): 35-41.

Delgado, L. y E. Montes de Oca. 2005. Los Escarabajos copro-necrófagos. (pp. 405-416). En: Sánchez-Ramos, G., P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (Eds.). *Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México*. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Hong Kong.

Delgado, L. and E.F. Mora-Aguilar. 2019. A new Mexican species of *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with a revised key to the species of *the O. dicranius* species complex. *Zootaxa*, 4695(6): 586-592.

Delgado, L. y M. Pensado. 1998. Una nueva especie mexicana de *Onthophagus* del grupo *clypeatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana*, (103): 75-80.

Delgado, L., J.L. Navarrete-Heredia and J. Blackaller. 1993. A new mexican species of *Onthophagus* with mycophagous habits (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 47(2): 121-126.

Delgado, L., L.N. Peraza and C. Deloya. 2006. *Onthophagus yucatanus*, a new species of the *clypeatus* group from Mexico and Guatemala. *Florida Entomologist*, 89(1): 6-9.

Delgado, L., E.F. Mora-Aguilar and F. Escobar-Hernández. 2012. Scarabaeoidea (Coleoptera) of the municipality of Xalapa, Veracruz, Mexico: inventory and analysis. *The Coleopterists Bulletin*, 66(4): 319-332.

Dellacasa, M., R. Gordon and G. Dellacasa. 2004. *Neotrichonotulus*, a new genus for three Mexican Aphodiini (Scarabaoidea, Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 20(2): 1-7.

Deloya, C. 1988. Coleópteros lamelicornios asociados a depósitos de detritos de *Atta mexicana* (Smith) en el

sur del estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (75): 77-121.
Deloya, C. 1992a. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae beetles of tropical deciduous forest in Tepexco, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (52): 1-11.
Deloya, C. 1992b. Lista de las especies de Coleoptera Lamellicornia del estado de Veracruz, México (Passalidae, Trogidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 2(2): 19-32.
Deloya, C. and M.A. Morón. 1998. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) necrófagos de "Los Tuxtlas", Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana*, 5(2): 17-28.
Deloya, C. y D. Covarrubias-Melgar. 2014 (Eds.). 2014. *Escarabajos del estado de Guerrero (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. S y G Editores, Ciudad de México.
Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller y J.M. Lobo. 1993. Los coleópteros lamelicornios de Cuernavaca, Morelos, México (Passalidae, Trogidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 3(1): 15-55.
Deloya, A., V. Parra-Tabla y H. Delfín-González. 2007. Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36(1): 5-21.
Deloya, C., M. Madora-A. y D. Covarrubias-M. 2013. Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 39 (1): 88-94.
Deloya, C., J. Ponce-Saavedra, P. Reyes-Castillo y G. Aguirre-León (Eds.). 2016. *Escarabajos del estado de Michoacán (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. S y G Editores, Ciudad de México.
Deloya-López, A.C. 2011. Escarabajos coprófagos y necrófagos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). (pp. 383-390). En: Cruz-Angón, A (Ed.). *La biodiversidad en Veracruz, Estudio de Estado. Volumen II*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., Ciudad de México, Xalapa.
Deloya-López, A.C. y E.A. López-Huicochea. 2012. Diversidad de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea), de la finca "El Mirador", Totutla, Veracruz, México. *Entomología Mexicana*, 12(1): 540-545.
Díaz, A., E. Galante and M.E. Favila. 2010. The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *Journal of Insect Science*, 10(81): 1-16.
Díaz, A., E. Galante y M.E. Favila. 2011. Escarabajos del estiércol en la selva fragmentada de Los Tuxtlas. (pp. 469-481). En: Cruz-Angón, A (Ed.). *La biodiversidad en Veracruz, Estudio de Estado. Volumen II*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., Ciudad de México y Xalapa.
Edmonds, W.D. 2004. A new species of *Phanaeus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) from Sonora, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 58(1): 119-124.
Edmonds, W.D. 2018. The dung beetle fauna of the Big Bend region of Texas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, (642): 1-30.
Edmonds, W.D. and G. Halffter. 1978. Taxonomic review of the subfamily Scarabaeidae. *Systematics Entomology*, (3): 307-331.
Emlen, D. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (41): 335-341.
Emlen, D. 2000. Integrating development with evolution: A case study with beetle horns. *Bioscience*, (50): 5.
Emlen, D. 2001. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, (291): 1534-1536.
Emlen, D. and H.F. Nijhout. 2000. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annual Review of Entomology*, (45): 661-708.
Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de Coleópteros Coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al Norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19(3): 419-430.
Escobar, F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. (pp. 197-210). En: Martín-Piera, F y J.J. Morrone (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. Monografías 3ercer Milenio M3M, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeidae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology*, (17): 123-136.
Escobar, F. y P. Chacón de Ulloa. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño - Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 48(4): 961-975.
Escobar, F. y C. Medina. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: Estado actual de su conocimiento. (pp. 93-115.). En: Amat, G., G. Andrade y F. Fernández (Eds.). *Insectos de Colombia, trabajos escogidos*. Pontificia Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá, D. C.
Escobar, F., G. Halffter and L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, (30): 193-208.
Escobar, F., G. Halffter, Á. Solís, V. Halffter and D. Navarrete. 2008. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. *Journal of Applied Ecology*, (45): 1584-1592.
Escobar, F., P. Koleff y M. Rös, 2009. Evaluación de capacidades para el conocimiento: el Sistema Nacional

de Información sobre Biodiversidad como un estudio de caso. (pp. 23-49). En: CONABIO y PNUD (Eds.). *México, capacidades para la conservación y el uso sustentable de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo, Ciudad de México.

Escobar, F., J.M. Lobo, G. Halffter, F. Vaz-de-Mello, M. Dellacasa y F. Cabrero-Sañudo F. 2015. *Distribución potencial en taxones hiperdiversos y poco conocidos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea): estimando la localización de nuevos taxones y el efecto de los cambios en los usos del suelo. Reporte técnico final*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.

Escobar-Hernández, F., A. Arenas-Parral and A. Arriaga-Jiménez. 2019. New distribution records and ecological notes for seven species of *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae) in Oaxaca, Mexico, with description of the female of *Onthophagus howdeni* Zunino and Halffter and redescription of *Onthophagus zapotecus* Zunino and Halffter. *The Coleopterists Bulletin*, 73(3): 535-550.

Esparza-León, A.C. y G.D. Amat-García. 2007. Composición y riqueza de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de selva húmeda tropical del Parque Nacional Catatumbo-Barí (Norte de Santander), Colombia. *Actualidades Biológicas*, 29(87): 187-198.

Estrada, A. and R. Coates-Estrada. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversiy and Conservation*, (11): 1903-1918.

Estrada, A., G. Halffter, R. Coates-Estrada and D.A. Meritt, Jr. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, (9): 45-54.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. Anzures-Dadda and P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, (14): 577-593.

Favila, M.E. 2012. Historical, biogeographical and Ecological factors explain the success of some native dung beetles after the introduction of cattle in Mexico. *Pastos*, 42(2): 161-181.

Favila, M.E. 2017. Capítulo 22. Los escarabajos del estiércol en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. (pp. 461-472.). En: Reynoso, V.H., R.I. Coates y M.L. Vázquez-Cruz. *Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: La región de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

García-Mendoza, A.J., M.J. Ordoñez y M. Briones-Salas (Eds.). 2004. *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, Ciudad de México.

García-Morales, L.J y E. Montes de Oca. 2005. Diversidad de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae, Melolonthidae, Lucanidae, Passalidae y Trogidae) en el estado de Tamaulipas, México. (pp. 125-137). En: Barrientos-Lozano, L., A. Correa-Sandoval, J.V. Horta-Vega y J. García-Jiménez. *Biodiversidad tamaulipeca. Vol. 1*. Dirección General de Educación Superior Tecnológica, Instituto Tecnológico de Cd. Victoria, Ciudad Victoria.

Gasca-Álvarez, H.J., M. Zunino and C. Deloya. 2018. The ninth brachypterous *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the world: a new species from Mexico. *Journal of Natural History*, 52(33-34): 2121-2132.

Génier, F. 2017. A new Guatemalan cloud forest endemic *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Canadian Entomologist*, 149(5): 574-580.

Génier, F. and H.F. Howden. 1999. Two new central American *Onthophagus* Latreille of the *mirabilis* species group (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 53(2): 130-144.

Gill, B.D. 1991. Dung beetles in tropical American forest. (pp. 211-229). En: Hanski, I. and Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Giraldo-Echeverri, C., S. Montoya-Molina y F. Escobar-Sarria. 2018. *Escarabajos del estiércol en paisajes ganaderos de Colombia*. Fundación CIPAV, Cali.

Goidanich, A e E. Malan. 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente delle larve di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera Scarabaeidae). *Annali della Facoltà di Scienze Agrarie della Università degli Studi di Torino*, (2): 213-378.

González-Alvarado, A. y C.A. Medina. 2015. Listado de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosque seco de Colombia. *Biota Colombiana*, 16(1): 36-44.

González-Alvarado, A., E. Torres y C.A. Medina. 2015. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosques secos colombianos en la Colección Entomológica del Instituto Alexander von Humboldt. *Biota Colombiana*, 16(1): 88-95.

González-Hernández, A.L., J.L. Navarrete-Heredia, G.A. Quiroz-Rocha y C. Deloya. 2015. Coleópteros necrócolos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Silphidae y Trogidae) del bosque Los Colomos, Guadalajara, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (86): 764-770.

González-Maya, J.F. and J. Mata-Lorenzen. 2008. Dung-beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from the Zona Protectora Las Tablas, Talamanca, Costa Rica. *Check List*, 4(4): 458-463.

González-Tokman, D., I. Martínez, Y. Villalobos-Ávalos, R. Munguía-Steyer, M.R. Ortiz-Zayas, M- Cruz-Rosales and J.P. Lumaret. 2017. Ivermectin alters reproductive success, body condition and sexual trait expression in dung beetles. *Chemosphere*, (178): 129-135.

González-Tokman, D., C. Cultid-Medina, A. Díaz, F. Escobar, L Ocampo-Palacio and C. Martínez-Garza. 2018.

Success or failure: the role of ecological restoration on the recovery of dung beetle diversity and function in a tropical rainforest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (89): 232-242.

Granados, J.M, B. Kohlmann y R. Russo. 2010. Escarabajos del estiércol como bioindicadores del impacto ambiental causado por cultivos en la región atlántica de Costa Rica. *Tierra Tropical*, 6(2): 181-189.

Guérin-Méneville, F.E. 1855. Catalogue des Insectes Coléoptères, recueillis par M. Gaetano Osculati, pendant son exploration de la región équatoriale, sur les bords du Napo et de l'Amazone. *Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, (5): 573-612.

Gunter, N.L., T.A. Weir, A. Slipinksi, L. Bocak and S.L. Cameron. 2016. If dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) arose in association with dinosaurs, did they also suffer a mass co-extinction at the K-Pg boundary? *PLoS ONE*, 11(5): e0153570.

Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeinae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (5): 1-17.

Halffter, G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, (6): 1-108.

Halffter, G. 2017. La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana*, 24(2): 77-89.

Halffter, G. 2019. Capítulo 6. La Zona de Transición Mexicana: Referente obligado para una nueva ponderación de la riqueza biológica de México. (pp. 129-155). En: Moreno, C.E. (Ed.). *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Libermex, Ciudad de México.

Halffter, G. and L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, 34(1): 144-154.

Halffter, G. y C. Deloya. 2007. Primer caso de nidificación de un Geotrupino (Scarabaeoidea: Geotrupidae) en cuevas: un fenómeno excepcional. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23(3): 139-142.

Halffter, G. and V. Halffter. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat sedes, fruits or vegetable detritus. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, (45): 1-22.

Halffter, G. y E.G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomológica Mexicana*, (12-14): 1-312.

Halffter, G. and J.J. Morrone. 2017. An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalisation. *Zootaxa*, 4226(1): 1-46.

Halffter, G., M.E. Favila and V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, (84): 131-156.

Halffter, G., M.E. Favila and L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, (9): 151-185.

Halffter, G., E. Pineda, L. Arellano and F. Escobar. 2007. Instability of copronecrophagous beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in a mountainous tropical landscape of Mexico. *Environmental Entomology*, 36(6): 1397-1407.

Halffter, G., J.R. Verdú, J. Márquez and C.E. Moreno. 2008. Biogeographical analysis of Scarabaeinae and Geotrupinae along a transect in central Mexico. *Fragmenta Entomológica*, 40(2): 273-322.

Halffter, G., J.R. Verdú, C.E. Moreno and V. Halffter. 2012. Historical and ecological determinants of dung beetle assemblages in two arid zones of central Mexico. *Journal of Arid Environments*, (76): 54-60.

Halffter, G., M. Zunino, V. Moctezuma and J.L. Sánchez-Huerta. 2019. The integration processes of the distributional patterns in the Mexican Transition Zone: Phyletic, paleogeographic and ecological factors of a case study. *Zootaxa*, 4586(1): 1-34.

Hanski, I. and Y. Cambefort. 1991. Spatial processes. (pp. 283-304). En: Hanski, I. and Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Harold, E. 1869. Note sur quelques coprides du Mexique. *Annales de la Société Entomologique de France*, (4): 439-512.

Harold, E. 1871. Diagnosen neuer Coprophagen. *Coleopterologische Hefte*, (8): 114-116.

Harold, E. 1873. Diagnosen neuer Coprophagen. *Coleopterologische Hefte*, (11): 102-105.

Harold, E. 1880. Verzeichniss der von E. Steinheil in Neu-Granada gesammelten Coprohagen Lamellicornien. *Stettiner Entomologische Zeitung*, (41): 13-46.

Henshaw, S. 1885. *List of the Coleoptera of America, North of Mexico*. American Entomological Society, Filadelfia.

Hernández, B. and J.L. Navarrete-Heredia. Annotated checklist and biogeographical affinities of Scarabaeinae beetles from Los Altos de Jalisco Region, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 43(1): 131-150.

Hernández, B., J. Maes, C. Harvey, S. Vilchez, A. Medina y D. Sánchez. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas*, (10): 93-102.

Hernández, B., J.L. Barragán-Ramírez, J.L. Navarrete-Heredia, G.A. Quiroz-Rocha and M. Vásquez-Bolaños. 2021. Dung-beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblage in two livestock production systems in a southern Mexican High Plateau semiarid ecosystem. *The Canadian Entomologist*, 153(3): 285-300.

Hernández-Córdoba, H., A. P. Martínez-Falcón y C.E. Moreno. 2015. Sobrelapamiento de los patrones de actividad y redes ecológicas de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae), en un potrero de la Huasteca Hidalguense. *Entomología Mexicana*, (3): 481-487.

Hoffmann, A., M.G. López-Campos y I.M. Vázquez-Rojas. 2004. Los artrópodos de las cavernas de México. (pp. 229-326). En: Llorente-Bousquets, J.J., J. Morrone, O. Yáñez-Ordóñez y I. Vargas-Fernández (Eds.). Biodiver-

sidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Horgan, F.G. 2007. Dung beetles in pasture landscapes of Central America: proliferation of synanthropogenic species and decline of forest specialists. *Biodiversity and Conservation*, (16): 2149-2165.

Horgan, F.G. 2008. Dung beetle assemblages in forests and pastures of El Salvador: a functional comparison. *Biodiversity and Conservation*, (17): 2961-2978.

Horn, G.H. 1881. Descriptions of new species of North American Coleoptera. *Transactions of the American Entomological Society*, (7): 74-77.

Howden, H.F. 1973. Four new species of *Onthophagus* from Mexico and the United States (Coleoptera, Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 75(3): 329-337.

Howden, H.F. and O.L. Cartwright. 1963. Scarab beetles of genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 114(3467): 1-133.

Howden, H.F. and O.L. Cartwright. 1970. A new name for *Onthophagus monticolus* Howden & Cartwright (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 72(1): 54.

Howden, H.F. and F. Génier. 2004. Seven new species of *Onthophagus* Latreille from Mexico and the United States (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Fabreries*, 28(1): 53-76.

Howden, H.F. and B.D. Gill. 1987. New species and new records of Panamanian and Costa Rican Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 41(3): 201-224.

Howden, H.F. and B.D. Gill. 1993. Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the *dicranius* and *mirabilis* species groups (Coleoptera, Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*, (125): 1091-1114.

Howden, H.F. and C.H. Scholtz. 1986. Changes in Texas dung beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 40(4): 313-316.

Howden, H.F and O.P. Young. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits. *Contributions of the American Entomological Institute*, 18(1): 1-204.

Howden, H.F., O.L. Cartwright y G. Halffter. 1956. Descripción de una nueva especie mexicana de *Onthophagus* con anotaciones ecológicas sobre especies asociadas a nidos de animales y a cuevas. *Acta Zoológica Mexicana*, 1(9): 1-16.

Huerta, C. and M. García-Hernández. 2013. Nesting behavior of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 67(2): 161-166.

Huerta, C., I. Martínez and M. García-Hernández. 2010. Preimaginal development of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 64(4): 365–371.

Huerta, C., L. Arellano, M. Cruz, F. Escobar e I. Martínez. 2016. *Los escarabajos del estiércol en los potreros ganaderos de Xico*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

Huerta, C., L. Arellano and M. Cruz. 2019. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) and dung removal in Mexican livestock pastures. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (89): 1280-1292.

Huerta-Crespo, C. y M. Cruz-Rosales. *Hacia una ganadería sustentable y amigable con la biodiversidad. Estudio de caso: Xico, Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

Hunt, J. and L. Simmons. 1997. Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signaling hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (41): 109-114.

CINZ. 1999. *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. 4ª edición*. Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, Londres.

Inward, D.J.G., R.G. Davies, C. Pergande, A.J. Denham and A.P. Vogler. 2011. Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions. *Journal of Biogeography*, (38): 1668-1682.

Jaramillo, C., 2019. 140 million years of tropical biome evolution. (pp. 1-28). En: Gómez, J. and A.O. Pinilla-Pachon (Eds.). *The Geology of Colombia, Volume 2. Mesozoic*. Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 36, Bogotá.

Jiménez-Sánchez, E., G. Labrador-Chávez, E. López-Contreras, J.L. Navarrete-Heredia y J. Padilla-Hernández. 2009. Apéndice II. Especies de las familias Staphylinidae, Silphidae, Scarabaeidae y Trogidae del Estado de México. (pp. 395-397). En: Ceballos, G., R. List, G. Garduño, R. López-Cano, M.J. Muñozcano Quintanar, E. Collado y J.E. San Román. *La diversidad biológica del Estado de México. Estudio de Estado*. Gobierno del Estado de México, Toluca de Lerdo.

Joaqui, T., V. Moctezuma, J.L. Sánchez-Huerta and F. Escobar. 2019. The *Onthophagus fuscus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex: an update and the description of a new species. *Zootaxa*, 4555(2): 151-186.

Joaqui, T., C.A. Cultid-Medina, W. Dáttilo and F. Escobar. 2021. Different dung beetle diversity patterns emerge from overlapping biotas in a large mountain range of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*.

Knell, R. 2011. 3. Male contest competition and the evolution of Weapons. (pp. 47-65). En: Simmons, L.W. and T.J. Ridsdill-Smith (Eds.). *Ecology and evolution of dung beetles.* Blackwell Publishng Ltd, Chichester.

Kohlmann, B. and S. Sánchez. 1984. Structure of a Scarabaeinae community: a numerical-behavioral study (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 2: 1-27.

Kohlmann, B. y Á. Solís. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 49: 159-261.

Kohlmann, B., Á. Solís, E., Ortwin, X. Soto and R. Russo. 2007. Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, (1457): 1-34.

Kohlmann, B., A. Arriaga-Jiménez and M. Rös. 2018. An unusual new species of *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Oaxaca, Mexico. *Zootaxa* 4378(2): 273-278.

Kohlmann, B., Á. Solís and G.E. Alvarado. 2019. Description of *Onthophagus humboldti* and *Uroxys bonplandi*, two new scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) from Costa Rica, with notes on tropical mountain brachyptery and endemicity. *ZooKeys*, (881): 23–51.

Kohlmann, B., A. Arriaga-Jiménez and M. Rös. 2020. Case 3807 – *Onthophagus anthracinus* Harold, 1873 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae): proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, (77): 79-82.

Krajcik, M. 2006. Checklist of Scarabaeoidea of the World. 1. Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Animma*, 10(3): 1-190.

Lacordaire, T. 1856. *Histoire naturelle des insectes. Genera des Coléoptères. Ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes. Tome Troisième. Contenant les familles des Pectinicornes et Lamellicornes*. Librairie Encyclopédique de Roret, París.

Larsen, T.H., A. Lopera and A. Forsyth. 2008. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentations. *Conservation Biology*, 22(5): 1288-1298.

Latha, T., P.Y. Huang, G.A. Perez and I.O. Paquiul. 2016. Dung beetle assemblage in a protected area of Belize: A study on the consequence of forest fragmentation and isolation. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(1): 457-463.

Latreille, P.A. 1802. *Histoire naturelle des crustacés et insectes*. Imprimerie de F. Dufart, París.

Lavin, M. and M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany*, (80): 1-14.

Leng, C.W. 1920. *Catalogue of the Coleoptera of America, north of Mexico*. John D. Sherman, Jr., Mount Vernon.

Leng, C.W. and A.J. Mutchler. 1933. *Second and third supplements 1925 to 1932 (inclusive) to the catalogue of the Coleoptera of America, north of Mexico*. John D. Sherman, Jr., Mount Vernon.

Lizardo, V. and I. Castellanos-Vargas. 2016. Dung beetle community response to vegetation type and season in an arid zone of the Mexican Plateau. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 441-452.

Lizardo, V., F. Escobar and O. Rojas-Soto. 2017. Diversity and distribution of Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. *Zootaxa*, 4358 (2): 271-294.

Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda. 2008. (pp. 283-322). Estado del conocimiento de la biota. En: CONABIO (Ed.). Capital natural de México. Volumen I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.

Lobo, J.M. y G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomydae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (62): 1-9.

Lobo, J. and G. Halffter. 2000. Biogeografical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1): 115-126.

Lumaret, J.P., N. Kadiri and I. Martínez-M. 2020. The global decline of dung beetles. (pp. 1-10). En: *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier, Amsterdam.

Maes, J.M. 1998. Insectos de Nicaragua. Volumen II. Imprenta PRINT-León, Managua.

Márquez, J., M.A. Morón, C. Moreno, J. Asiain y G. Sánchez-Rojas. 2017. Escarabajos de la familia Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera). (pp. 389-412). En: Ramírez-Bautista, A., A. Sánchez-González, G. Sánchez-Rojas y C. Cuevas-Cardona. *Biodiversidad del estado de Hidalgo. Tomo II*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca de Soto.

Martín-Piera, F. and J.M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophagous Scarabaeidae (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 47(4): 321-334.

Martínez, A. 1947. Addenda y corrigenda al trabajo de Blackwelder checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America (Scarabaeidae, Coprinae). *Arthropoda*, 1(1): 109-114.

Martínez, I. and M. Cruz. 1999. Comparative morphological analysis of testis follicles in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 101(4): 804-815.

Martínez, I. y J.P. Lumaret. 2003. Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). (pp. 11-18). En: Onore, G., P. Reyes-Castillo y M. Zunino (Eds.). *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. Monografías 3ercer Milenio M3M, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Martínez, I., E. Montes de Oca y M. Cruz. 1998. Contribución al conocimiento del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): datos ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. *Folia Entomológica Mexicana*, (103): 1-13.

Martínez, I., M. Cruz, E. Montes de Oca y T. Suárez. 2011. *La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos*. Gobierno del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

Martínez, E., P. González y E. Morelli. 1999. Anormalidades en el aparato reproductor de una hembra de *Onthophagus hirculus* Mannh. (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana*, (76): 127-129.

Martínez, I., A. Ramírez-Hernández y J.P. Lumaret. 2017. Medicinas veterinarias, plaguicidas, y los escarabajos

del estiércol en la zona tropical de Palma Sola, Veracruz, México. *Southwestern Entomologist*, 42(2): 563-574.

Martínez, N.J., H. García, L.A. Pulido, D. Ospino y J.C. Narváez. 2009. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, 38(6): 708-715.

Martínez-H, N.J., L.M. Cañas-M, J.L. Rangel-A, O. Blanco-R, J.D. Mendoza-P y S. Cohen-B. 2010. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva Natural Las Delicias (RND), Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 14(2): 187-200.

Martínez-Revelo, D.E., C. Castro-Moreno y C.E. Medina. 2018. Escarabajos coprófagos de la cuenca alta y media del río Bita, Vichada, Colombia. *Biota Colombiana*, 19(1): 226-235.

Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Piñero, T.H. Jorgensen and B.C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, (42): 1586-1600.

Matthews, E.G. 1966. A taxonomic zoogeographic survey of the Scarabaeinae of the Antilles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Memoirs of the American Entomological Society*, (21): 1-133.

Medina, C.A. y L.A. Pulido. 2009. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana*, 10 (1-2): 55-62.

Medina, C.A. y F.A. González. 2014. Escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae. (pp. 195-213. En: Pizano, C. y H. García (Ed.). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C.

Medina, C., A. Lopera-Toro, A. Vítolo y B.D. Gill. 2001. Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 2(2): 131-144.

Miranda-Flores, K.P., I.A. Chamorro-Florescano, M.E. Favila, J.L. Alanís-Méndez y M. Ortiz-Domínguez. 2020. Diversidad del paisaje y remoción del estiércol por escarabajos coprófagos en pastizales del norte de Veracruz. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (91): e912792.

Moctezuma, V. 2021. Spatial autocorrelation in a Mexican dung beetle ensemble: Implications for biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*, (125): 107548.

Moctezuma, V. and G. Halffter. 2019a. New biogeographical makeup for colonisation of the Baja California Peninsula, with the description of a new *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Journal of Natural History*, 53(33-34): 2057-2071.

Moctezuma, V. and G. Halffter. 2019b. Una especie nueva de México y un nuevo registro para Guatemala del complejo de especies *Onthophagus dicranius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (90): e903015.

Moctezuma, V. and G. Halffter. 2020a. Three new species of the *Onthophagus chevrolati* species group (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). *Biologia*, (75): 2277-2286.

Moctezuma, V. and G. Halffter. 2020b. New species and redescriptions of the *Onthophagus chevrolati* species complex (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). *Annales Zoologici*, 70(2): 245-261.

Moctezuma, V. and G. Halffter. 2020c. A new species of the *Onthophagus cyanellus* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). *The Coleopterists Bulletin*, 74(3): 495-501.

Moctezuma, V. and G. Halffter. 2021. Species redescriptions and new species of the *Onthophagus mexicanus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae), with notes on distribution and rodent-dung beetle associations. *Zoological Studies*, (60): 0dd.

Moctezuma, V., M. Rossini, M. Zunino and G. Halffter. 2016a. A contribution to the knowledge of the mountain entomofauna of Mexico with a description of two new species of *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *ZooKeys*, 572: 23-50.

Moctezuma, V., G. Halffter and F. Escobar. 2016b. Response of copronecrophagous beetle communities to habitat disturbance in two mountains of the Mexican Transition Zone: influence of historical and ecological factors. *Journal of Insect Conservation*, (20): 945-956.

Moctezuma V., Gonzalo-Halffter and A. Arriaga-Jiménez. 2018. Archipelago reserves, a new option to protect montane entomofauna and beta-diverse ecosystems. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (89): 927-937.

Moctezuma, V., A. Espinosa de los Monteros y G. Halffter. 2019. Capítulo III. Filogenia Molecular de Scarabaeinae de Los Chimalapas: la selección de hábitat ligada a la historia evolutiva. (pp. 53-89). En: Moctezuma, V. *Escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) de Los Chimalapas, México: Análisis Taxonómico, Ecológico y Evolutivo.* Tesis doctoral. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.

Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta and G. Halffter. 2020. Two new species of the *Onthophagus clypeatus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Florida Entomologist*, 103(2): 281-287.

Moczek, A.P. and D.J. Emlen. 2000. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology*, (12): 27-37.

Monaghan, M.T., D.J.G. Inward, T. Hunt and A.P. Vogler. 2007. A molecular phylogenetic analysis of the Scarabaeinae (dung beetles). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, (45): 674-692.

Montes de Oca, E. 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: Importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (82): 111-132.

Montes de Oca, E. and G. Halffter. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, (8): 159-180.

Montes-Rodríguez, J.M., O.F. Ortega-Molina y Y. Espinosa-Vélez. 2019. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque de un paisaje andino. *Caldasia*, 41(2): 380-391.

Montoya-Molina, S., C. Giraldo-Echeverri, J. Montoya-Lerma, J. Chará, F. Escobar and Z. Calle. 2015. Land sharing vs. land sparing in the dry Caribbean lowlands: A dung beetles' perspective. *Applied Soil Ecology*, (98): 204-212.

Montoya-Molina, S., L.M. Isaza-López y J. León-González. 2016. Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Cuenca del Río Dagua, Valle del Cauca, Colombia. *Dugesiana*, 23(2): 125-133.

Mora-Aguilar, E.F. y E. Montes de Oca. 2009. Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae y Trogidae) de la región central baja de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 25(3): 569-588.

Morales-Morales, C.J., F. Guevara-Hernández, J.A. Espinosa-Moreno, J.C. Gómez-Castañeda, J. Llaven-Martínez y R.C. Gutiérrez-Hernández. 2014. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae) del Cutt San Ramón, Villaflores, Chiapas, México. *Entomología Mexicana*, (1): 1129-1132.

Moretto, P. 2010. *Onthophagus*, fruits and diplopods relationship in Senegal. *Catharsius La Revue*, (2): 11-18.

Moretto, P. et F. Génier. 2020. Nouveaux *Onthophagus* (*sensu lato*) Latreille, 1802, d'Afrique tropicale appartenant au groupe 23 de d'Orbigny (1913) (Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini). *Catharsius*, (21): 4-23.

Morón, M.A. 1979. Fauna de coleópteros lamelicornios de la estación de biología tropical 'Los Tuxtlas', Veracruz, UNAM, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (Serie Zoología)*, (50): 375-454.

Morón, M.A. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (66): 109-128.

Morón, M.A. 1987. The necrophagous Scarabaeinae beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, Mexico: Habits and phenology. *The Coleopterists Bulletin*, 41(3): 225-232.

Morón, M.A. 1993. *Catálogo de tipos depositados en la colección M. A. Morón, Xalapa, Veracruz, México (MXAL) (Insecta, Coleoptera: Lamellicornia)*. Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. y Sociedad Veracruzana de Zoología, A. C., Xalapa.

Morón, M.A. 2004. *Escarabajos. 200 millones de años de evolución. Segunda edición*. Instituto de Ecología A. C. y Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Morón, M.A. y J. Blackaller. 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae. (pp. 227-243). En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Vogt (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Morón, M.A. y C. Deloya. 1991. Los coleópteros lamelicornios de la Reserva de la Biósfera 'La Michilia', Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (81): 209-283.

Morón, M.A. and J. Márquez. 2012. New state and country records of scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) and comments on their distribution. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (83): 698-711.

Morón, M.A. and R. Arce-Pérez. 2016. Soil scarab beetles at Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 41(1): 51-62.

Morón, M.A., F.J. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (66): 57-118.

Morón, M.A., J.F. Canal y O. Canul. 1986. Análisis de la entomofauna necrófila del área norte de la Reserva de la Biosfera "Sian Ka'an", Quintana Roo, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (69): 83-88.

Morón, M.A., A. Aragón, A. Tapia-Rojas y R. Rojas-García. 2000. Coleoptera Lamellicornia de La Sierra del Tentzo, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana*, (79): 77-102.

Morón, M.A., A. Aragón-García y H. Carrillo-Ruiz (Eds.). 2013. *Fauna de escarabajos del estado de Puebla*. Miguel Ángel Morón Ríos, Coatepec.

Morrone, J.J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (90): e902980.

Morrone, J.J. 2020. *The Mexican Transition Zone. A natural biogeographic laboratory to study biotic assembly*. Springer Nature Switzeland AG, Cham.

Muñoz-Hernández, A., M.A. Morón y A. Aragón. 2008. Coleoptera Scarabaeoidea de la región de Teziutlán, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24(3): 55-78.

Naranjo-González, M. y L.J. Víctor-Rosas. 2015. La subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Colección Entomológica de la E.N.C.B., I.P.N. *Entomología Mexicana*, (2): 870-874.

Navarrete, D. and G. Halffter. 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, (17): 2869-2898.

Navarrete-Gutiérrez, A. y G. Halffter. 2008. Nuevos registros de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para México y Chiapas. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24(1): 247-250.

Navarrete-Heredia, J.L. y N.E. Galindo-Miranda. 1997. Escarabajos asociados a Basidiomycetes en San Jost de los Laureles, Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, (99): 1-16.

Navarrete-Heredia, J.L., L. Delgado y H.E. Fierros-López. 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana*, 8(1): 37-93.

Neita, J., L. Pardo, M. Quinto y N. Cuesta. 2003. Escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la parcela permanente de investigación en biodiversidad. (pp. 79-90). En: García-Cossio, F. (Ed.). *Salero: Diversidad biológica de un bosque pluvial tropical (bp-T)*. Universidad Tecnológica del Chocó, Instituto de Inves-

tigaciones Ambientales del Pacífico, Comunidad de Salero, Quibdó.

Nichols, E., T. Larsen, S. Spectro, A.L. Davis, F. Escobar, M. Favila, K. Vulinec and The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literatura review and meta-analysis. *Biological Conservation*, (137): 1-19.

Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezquita, M.E. Favila and The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, (141): 1461-1474.

Nijhout, H.F. and D.J. Emlen. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(7): 3685-3689.

Noriega, J.A., C. Solis, F. Escobar y E. Realpe. 2007. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Biota Colombiana*, 8(1): 77-86.

Noriega, J.A., W. Barranco, J. Hernández, E. Hernández, S. Castillo, D. Monroy y H. García. 2016. Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(154): 75-83.

Noriega, J.A., M. March-Salas, S. Castillo, H. García-Q, J. Hortal and A.M.C. Santos. 2021. Human perturbations reduce dung beetle diversity and dung removal ecosystem function. *Biotropica*, 53(3): 753-766.

Orozco, J. y M. Pérez. 2008. Escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) del Parque Nacional Los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(1): 36-40.

Ortega-Echeverría, C., G.R. Navas y J.A. Noriega. 2019. Estacionalidad del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) del jardín botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres” Bolívar-Colombia. *Caldasia*, 41(1): 124-138.

Ortega-Martínez, I.J., C.E. Moreno and F. Escobar. 2016. A dirty job: manure remocal by dung beetles in both a cattle ranch and laboratory setting. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 161(1): 70-78.

Ortega-Martínez, I.J., C.E. Moreno, C.L. Rios-Díaz, L. Arellano, F. Rosas and I. Castellanos. 2020. Assembly mechanisms of dung beetles in temperate forests and grazing pastures. *Scientific Reports*, (10): 391.

Ortega-Martínez, I.J., C.E. Moreno, L. Arellano, I. Castellanos, F. Rosas and C.L. Ríos-Díaz. 2021. The relationship between dung beetle diversity and manure removal in forest and sheep grazed grasslands. *Community Ecology*.

Pablo-Cea, J.D., M.A. Velado-Cano and J.A. Noriega. 2020. A first step to evaluate the impact of ecotourism on biodiversity in El Salvador: a case study using dung beetles in a National Park. *Journal of Ecotourism*, 20(1): 51-69.

Padilla-Hill, D.N. and G. Halffter. 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23(1): 73-108.

Palacios-Ríos, M., V. Rico-Gray y E. Fuentes. 1990. Inventario preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilan, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (78): 49-60.

Paulian, R. 1933. Coprophages américains nouveaux ou peu connus (Col). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, (38): 204-205.

Paulian, R. 1936. Sur quelques *Onthophagus* américains nouveaux ou peu connus (Col. Lamellicornes). *Festschrift für 60. Geburtstage von Professor Dr. Embrik Strand*, (1): 506-509.

Paulian, R. 1988. *Biologie des coléoptères*. Lechevalier, Paris.

Pereira, D. y B. Kohlmann. 2012. Estudio de biogeografía de islas en agroecosistemas de banano mediante el uso de escarabajos coprófagos como bioindicadores ecológicos. *Tierra Tropical*, 8(1): 95-113.

Pereira, F.S. y G. Halffter. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofagia. *Revista Brasileira Entomologica*, (10): 53-66.

Pérez-Cogollo, L.C., R.I. Rodríguez-Vivas, H. Delfín-González, E. Reyes-Novelo and M.A. Morón. 2015. Life history of *Onthophagus landolti* Harold, 1880 (Coleoptera: Scarabaeidae), with descriptions of the preimaginal stages. *The Coleopterists Bulletin*, 69(2): 255-263.

Pérez-Cogollo, L.C., R.I. Rodríguez-Vivas, G.S. Basto-Estrella, E. Reyes-Novelo, I. Martínez-Morales, M.M. Ojeda-Chi y M.E. Favila. 2018. Toxicidad y efectos adversos de las lactonas macrocíclicas sobre los escarabajos estercoleros: una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (89): 1293-1314.

Pérez-Villamares, J.C., E. Jiménez-Sánchez y J. Padilla-Ramírez. 2016. Escarabajos atraídos a la carroña (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Trogidae y Silphidae) en las cañadas de Coatepec Harinas, Estado de México, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 443-450.

Pessôa, M.B., F. Alves-Martins, P. de Marco Júnior and J. Hortal. 2020. Unveiling the drivers of local dung beetle species richness in the Neotropics. *Journal of Biogeography*, 48(4): 861-871.

Peterson, A.T., A.G. Navarro-Siguenza, B.E. Hernández-Baños, G. Escalona-Segura, F. Rebón-Gallardo, Emir Rodríguez-Ayala, E.M. Figueroa-Esquivel and L. Cabrera-García. The Chimalapas Region, Oaxaca, Mexico: a high-priority region for bird Conservation in Mesoamerica. *Bird Conservation International*, (13): 227-253.

Philips, T.K. 2011. 2. The evolutionary history and diversification of dung beetles. (pp. 21-46). En: Simmons, L.W. y T.J. Ridsdill-Smith (Eds.). *Ecology and evolution of dung beetles*. Blackwell Publishng Ltd, Chichester.

Philips, T.K. 2016. Phylogeny of the Oniticellini and On-

thophagini dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae) from morphological evidence. *ZooKeys*, (579): 9-57.

Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar and G. Halffter. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agoecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19 (2): 400-410.

Pinilla-Buitrago, G.E., T. Escalante, A. Gutiérrez-Velázquez, P. Reyes-Castillo and O.R. Rojas-Soto. 2018. Areas of endemism persist through time: A palaeoclimatic analysis in the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 45(4): 952-961.

Pulido-Herrera, L.A. y M. Zunino. 2007. Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeine). (pp. 93-129). En: Zunino, M. y A. Melic (Eds.). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías 3ercer Milenio M3M, Zaragoza.

Quiroz-Rocha, G.A., J.L. Navarrete-Heredia y P.A. Martínez-Rodríguez. 2008. Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*, 15(1): 27-37.

Ramírez-Ponce, A., J Allende-Canseco y M.A. Morón. 2009. Fauna de coleópteros lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 25(2): 323-343.

Ramírez-Ponce, A., J.M. Calderón-Patrón, H.M. Guzmán-Vásquez and C.E. Moreno. 2019. Biotic heterogeneity among scarab beetle communities in an anthropized landscape in the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Journal of Insect Conservation*, (23): 765-776.

Ramírez-Restrepo, L. and G. Halffter. 2016. Copro-necrophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in urban areas: A global review. *Urban Ecosystems*, (19): 1179–1195.

Rangel-Acosta, J.L. y N.J. Martínez-Hernández. 2017. Comparación de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (88): 389-401.

Rangel-Acosta, J.L., N.J. Martínez-Hernández, B.P. Gutierrez-Rapalino, L.C. Gutierrez-Moreno y R.A. Borja-Acuña. 2016. Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del rio Cesar, Colombia. *Entomotrópica*, 31(15): 109-130.

Rangel-Acosta, J.L., J.A. Solano-Torres, N.J. Martínez-Hernández. 2018. Variación temporal y vertical de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque tropical en el departamento del Atlántico-Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 22(1): 179-198.

Rangel-Acosta, J.L., N.J. Martínez-Hernández y R. Yonoff-Zapata. 2020. Respuesta de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) a la modificación del hábitat causada por un incendio forestal en la Reserva Bijibana, Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (91): e912879

Ratcliffe, B.C., M.L. Jameson, L. Figueroa, R.D. Cave, M.J. Paulsen, E.B. Cano, C. Beza-Beza, L. Jiménez-Ferbans and P. Reyes-Castillo. 2015. Beetles (Coleoptera) of Peru: A Survey of the Families. Scarabaeoidea. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 88(2): 186-207.

Reddell, J.R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *Bulletin of the Texas Memorial Museum, the University of Texas at Austin*, (27): 1-327.

Reyes-Novelo, E., H. Delfín-González and M.A. Morón. 2007. Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 55(1): 83-99.

Rivera, J.D., B. Gómez, D.A. Navarrete-Gutiérrez, L. Ruíz-Montoya, L. Delgado and M.E. Favila. 2020. Mechanisms of diversity maintenance in dung beetle assemblages in a heterogeneous tropical landscape. *PeerJ*, (8): e9860.

Rivera-Gasperín, S.L. y F. Escobar-Hernández. 2020. Especies de Scarabaeoidea (Coleoptera) del CICOLMA, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, (36): 1-19.

Rivera-Gasperín, F. Escobar-Hernández and M.E. Favila. 2021. An update on the feeding preferences of the dung beetle *Onthophagus moroni* Zunino and Halffter (Coleoptera: Scarabaeidae) from the Cuetzalan Caves, Puebla, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 75(1): 247-255.

Robinson, M. 1940. Studies in the Scarabaeidae, II (Coleoptera). Transactions of the American Entomological Society, (66): 141-159.

Robinson, M. 1948. Remarks on a few Scarabaeidae (Coleoptera). *Entomological News*, (59): 175-177.

Rodríguez, W.D., J.L. Navarrete-Heredia, M. Vásquez-Bolaños, R. Rodríguez-Macias y G.A. Briceño-Félix. 2019a. *Escarabajos asociados a Agave tequilana Weber variedad azul*. Universidad de Guadalajara, Jalisco.

Rodríguez, W.D., J.L. Navarrete-Heredia, R. Rodríguez-Macías, G.A. Briceño-Félix, M. Vásquez-Bolaños and J. Klimaszewski. 2019. Diversity patterns of necrocolous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Silphidae, Trogidae) in *Agave tequilana* Weber (Asparagaceae) fields of different ages. *The Canadian Entomologist*, 151(5): 585-599.

Rodríguez-López, M.E. G. Sánchez-Hernández y B. Gómez. 2019. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la reserva El Zapotal, Chiapas, México. *Revista Peruana de Biología*, 26(3): 339-350.

Rodríguez-Vivas, R.I., G.S. Basto-Estrella, E. Reyes-Novelo, L.C. Pérez-Cogollo, W. Arcila-Fuentes, M. Ojeda-Chi and I. Martínez-M. 2019. *Onthophagus landolti* and *Canthon indigaceus chevrolati* (Coleoptera: Scarabaeinae) are attracted to the feces of ivermectin-treated cattle in the Mexican tropics. *Revista de Biología Tropical*, 67(1): 254-265.

Rös, M., F. Escobar and G. Halffter. 2012. How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of Biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*, (18): 377-389.

Rossini, M., F.Z. Vaz-de-Mello and M. Zunino. 2018a. Toward a comprehensive taxonomic revision of the "*hirculus*" group of American *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *European Journal of Taxonomy*, (432): 1-21.

Rossini, M., F.Z. Vaz-de-Mello and M. Zunino. 2018b. A taxonomic revision of the New World *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the *osculatii* species-complex, with description of two new species from South America. *Journal of Natural History*, 52 (9-10): 541-586.

Ruíz-Pérez, I., J.L. León-Cortés, L. Arellano y D. Navarrete. 2019. Manejo forestal comunitario en el sur de México: ¿es una práctica sustentable para el mantenimiento de los ensambles de escarabajos? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (90): e902564.

Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México. Primera edición digital*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.

Salomão, R.P., D. González-Tokman, W. Dáttilo, J.C. López-Acosta and M.E. Favila. 2018. Landscape structure and composition define the body condition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rainforest. *Ecological Indicators*, (88) 144-151.

Salomão, R.P., M.E. Favila and D. González-Tokman. 2020. Spatial and temporal changes in the dung beetle diversity of a protected, but fragmented, landscape of the northernmost Neotropical rainforest. *Ecological Indicators*, (111): 105968.

Salomão, R.P., A. Arriaga-Jiménez and B. Kohlmann. 2021. The relationship between altitudinal gradients, diversity, and body size in a dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae: *Onthophagus*) model system. *Canadian Journal of Zoology*, (99): 33-43.

Sánchez-de-Jesús, H.A., V. Arroyo-Rodríguez, E. Andresen and F. Escobar. 2016. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest *Landscape Ecology*, (31): 843-854.

Sánchez-Hernández, G. and B. Gómez. 2018. First precise locality data for *Onthophagus atriglabrus* Howden and Gill and new state record for *Onthophagus anewtoni* Howden and Génier (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 72(4): 873-876.

Sánchez-Hernández, G., B. Gómez y Gómez, L. Delgado y M. E. Rodríguez-López. 2017. Primer registro de *Onthophagus longimanus* Bates, 1887 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para Chiapas, México. *Dugesiana*, 24(1): 57-59.

Sánchez-Hernández, G., B. Gómez, L. Delgado, M.E. Rodríguez-López y E.R. Chamé-Vázquez. 2018. Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*, 40(1): 144-160.

Sánchez-Hernández, G., B. Gómez, E.R. Chamé-Vázquez, R.A. Dávila-Sánchez, M.E. Rodríguez-López and L. Delgado. 2020. Current status of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) diversity and conservation in Natural Protected Areas in Chiapas (Mexico). *Neotropical Biology and Conservation*, 15(3): 219-244.

Sánchez-Huerta, J.L., M. Tonelli, M. Zunino and G. Halffter. 2015. Redescription of *Onthophagus halffteri* Zunino (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with ecological and distributional notes. *The Coleopterists Bulletin*, 69(2): 225-230.

Sánchez-Huerta, J.L., M. Zunino and G. Halffter. 2018. A new species of American *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) associated with rodent (Geomyidae) burrows. *The Coleopterists Bulletin*, 72(3): 407-416.

Sánchez-Huerta, J.L., V. Moctezuma y G. Halffter. 2019. Nuevo registro de distribución de *Canthon angustatus* Harold en Veracruz, México. *Southwestern Entomologist*, 44(1): 353-355.

Sanmartin, I., H. Enghoff and F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, (73): 345-390.

Sansom, R. 2003. Constraining the adaptationism debate. *Biology and Philosophy*, (18): 493-512.

Santiago-Molina, J.P., I.A. Chamorro-Florescano, S.J. Amésquita-Melo y J.M. Pech-Canché. 2014. Escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en fragmentos de Selva Baja Caducifolia, Pastizales y Cultivos de Vainilla en San Lorenzo Tajín, Papantla, Veracruz, México. *Revista Científica Biológico Agropecuaria Tuxpan*, 2(4): 842-852.

Santos-Heredia, C., E. Andresen, D.A. Zárate and F. Escobar. 2019. Dung beetles and their ecological functions in three agroforestry systems in the Lacandona rainforest of Mexico. *Biodiversity and Conservation*, (27): 2379-2394.

Santos-Moreno, A. 2014. Los mamíferos del estado de Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva Época*, 4(2): 18-32.

Sarges, R., G. Halffter and A. Díaz-Rojas. 2012. The importance of frugovory to the survival of the dung beetle *Onthophagus rhinolophus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) under changing ecological conditions. *The Coleopterists Bulletin*, 66(2): 166-168.

Say, T. 1835. Descriptions of new north American coleopterous Insects, and observations on some already described. *Boston Journal of Natural History*, (1): 151-203.

Schaeffer, C.F. 1909. New Coleoptera chiefly from Arizona. *The Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences, Science Bulletin*, 1(15): 375-386.

Schaeffer, C.F. 1914. A short review of the North American species of *Onthophagus* (Col.: Scarab.). *Journal New York Entomological Society*, (22): 290-300.

Schoolmeesters, P. 2021. *Scarabs: World Scarabaeidae Database (version 2021-03-29)*. https://www.catalo-

gueoflife.org/data/dataset/1027. Fecha de consulta: 01 de mayo de 2021.

Schwery, O and B.C. O'Meara. 2021. Age, origin, and biogeography: Unveiling the factors behind the diversification of dung beetles. *bioRxiv*.

Servín-Pastor, M., R.P. Salomão, F. Caselín-Cuevas, A. Córdoba-Aguilar, M.E. Favila, A. Jácome-Hernández, D. Lozano-Sánchez and D. González-Tokman. 2020. Malnutrition and parasitism shape ecosystem services provided by dung beetles. *Ecological Indicators*, (121): 107205.

Slay, M.E., P.E. Skelley and S.J. Taylor. 2012. New records of *Onthophagus cavernicollis* Howden and Cartwright (Coleoptera: Scarabaeidae) from Ozark Caves, with a review of scarabaeoids reported from North American Caves. *The Coleopterists Bulletin*, 66(3): 187-199.

Solís, C., J.A. Noriega y G. Herrera. 2011. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres bosques secos del departamento del Atlántico-Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 12(1): 33-41.

Solís, Á. and B. Kohlmann. 2012. Checklist and distribution atlas of the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of Costa Rica. *Zootaxa*, (3482): 1-32.

Solórzano-Kraemer, M.M. 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung A*, 282(1-6): 1-133.

Tarasov, S.I. and A.Y. Solodovnikov. 2011. Phylogenetic analyses reveal reliable morphological markers to classify mega-diversity in Onthophagini dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Cladistics*, (27): 1-39.

Tarasov, S. and D. Dimitrov. 2016. Multigene phylogenetic analysis redefines dung beetles relationships and classification (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *BMC Evolutionary Biology*, (16): 257.

Tello, F., J.R. Verdú, M. Rossini and M. Zunino. 2021. *Onthophagus pilauco* sp. nov. (Coleoptera, Scarabaeidae): evidence of beetle extinction in the Pleistocene–Holocene transition in Chilean Northern Patagonia. *ZooKeys*, (1043): 133-145.

Thomas, D.B. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: A faunal survey and chorographic analysis. *The Coleopterists Bulletin*, 47(4): 363-408.

Tovar, H.L., J.A. Noriega y P. Caraballo. 2016. Efecto de la ivermectina sobre la estructura del ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae-Scarabaeinae) en las sabanas colombianas de la región Caribe. *Actualidades Biológicas*, 38(105): 157-166.

Trevilla-Rebollar, A., C. Deloya y J. Padilla-Ramírez. 2010. Coleópteros necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae) de Malinalco, Estado de México, México. *Neotropical Entomology*, 39(4): 486-495.

Trujillo-Miranda, A.L., H. Carrillo-Ruíz, S.P. Rivas-Arancibia y A.R. Andrés-Hernández. 2016. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el cerro Chacateca, Zapotitlán, Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 109-122.

Vaz-de-Mello, F.Z. 2000. Estado atual do conhecimento dos Scarabaeidae s. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. (pp. 183-195). En: Martín-Piera, F., J.J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Monografías 3ercer Milenio M3M, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Vaz-de-Mello, F.Z., J. Louzada and J.H. Schoereder. 1998. New data and comments on Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) associated with Attini (Hymenoptera: Formicidae). *The Coleopterists Bulletin*, 52(3): 209-216.

Velázquez-López, L.F., B. Gómez y Gómez, M. Rincón-Rabanales y E. Chame-Vázquez.2019. Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el sistema costero de Puerto Madero (Chiapas, México). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, (64): 186-192.

Verdú, J.R., C.E. Moreno, G. Sánchez-Rojas, C. Numa, E. Galante and G. Halffter. 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric Landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservacion*, (140): 308-317.

Villamarín-Cortez, S. 2010. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae) de El Goaltal, provincia de Carchi, Ecuador: lista anotada de especies y ecología. *Avances en Ciencias e Ingenierías, Sección B*, 2(3): 98-103.

Villaseñor, J.L. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Suplemento*, (85): 134-142.

Vulcano, M.A. e F.S. Pereira. 1967. Sinópse dos Passalidae e Scarabaeidae s. str. da região amazónica (Insecta, Coleoptera). *Atas do Simposio sôbre a Biota Amazônica (Zoologia)*, (5): 533-603.

Werner, M. and L.W. Simmons. 2008. The evolution of male genitalia: functional integration of genital sclerites in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, (93): 257–266.

Whitworth, A., C. Beirne, E. Flatt, G. Froese, C. Nuñez and A. Forsyth. 2021. Recovery of dung beetle biodiversity and traits in a regenerating rainforest: a case study from Costa Rica's Osa Peninsula. *Insect Conservation and Diversity*.

Wolfe, J.A. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist*, (66): 694-703.

Yanes-Gómez, G. y M.A. Morón. 2010. Fauna de coleópteros Scarabaeoidea de Santo Domingo Huehuetlán, Puebla, México. Su potencial como indicadores ecológicos. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 26(1): 123-145.

Yanes-Gómez, G., M. Pérez-Méndez, O.I. Ramírez-González, M.A. Morón, H. Carrillo-Ruíz y A.A. Romero-López. 2015. Diversidad de coleópteros copro-necrófagos en el "Rancho Canaletas", Paso del Macho Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*,

31(2): 283-290.
Young, O. 1981. The attraction of the neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian fecal material. *The Coleopterists Bulletin*, 35(3): 345-348.
Young, O.P. 2015. Predation on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): a literature review. *Transactions American Entomological Society*, (141): 111-155.
Zamora-Vuelvas, M.C., J. Ponce-Saavedra y A.C. Deloya-López. 2014. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) capturados con trampas en el Cerro "El Águila", municipio de Morelia, Michoacán. *Entomología Mexicana*, (1): 519-524.
Zaragoza-Caballero, S. and C.X. Pérez-Hernández. 2017. An annotated catalogue of the Coleoptera types deposited in the National Insect Collection (CNIN) of the National Autonomous University of Mexico. *Zootaxa*, 4288(1): 1-128.
Zaragoza-Caballero, S., G.M. Rodríguez-Mirón, V. Vega-Badillo, M. González-Ramírez, M.L. Zurita-García, D.E. Domínguez-León, S. López-Pérez, I.G. Gutiérrez-Carranza, P. Cifuentes-Ruiz, C.X. Pérez-Hernández, E. Ramírez del Valle and N. Gutiérrez. 2019. A checklist of the Coleoptera (Insecta) from Morelos, Mexico. *Zootaxa*, 4580(1): 1-122.
Zunino, M. 1980. Note sul brachitterismo nel genere *Onthophagus* Latr. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, (2): 9-12.
Zunino, M. 1981. Note sul alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, (6): 75-86.
Zunino, M. 2003. Tribu Onthophagini. (pp. 66-74). En: Morón, M.A. (Ed.). *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania editio, Barcelona.
Zunino, M. y G. Halffter. 1988a. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie*, (9): 1-211.
Zunino, M. y G. Halffter. 1988b. Nueva especie de *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae) asociada a cuevas. *Folia Entomológica Mexicana*, (75): 17-32.
Zunino, M. y G. Halffter. 1988c. Una nueva especie braquíptera de *Onthophagus* de México (Coleoptera, Scarabaeidae). *Elytron*, (2): 137-142.
Zunino, M. y G. Halffter. 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, (11): 157-178.
Zunino, M. y G. Halffter. 2005. *Onthophagus fuscus parafuscus* Zunino y Halffter, nuevo nombre para *O. fuscus orientalis* Zunino y Halffter, 1988. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 21(3): 149.
Zunino, M. and G. Halffter. 2007. The association of *Onthophagus* Latreille, 1802 beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) with vertebrate burrows and caves. *Elytron*, (21): 17-55.

Recibido: 12 mayo 2021
Aceptado: 17 junio 2021

**Cuadro 1.** Riqueza de especies de *Onthophagus* en diversos países americanos.

| País | Riqueza de especies | Fuente |
|---|---|---|
| Canadá | 4 | Howden y Cartwright 1963 |
| Estados Unidos | 33 | Howden y Cartwright 1963; Howden 1973 |
| México | 120 | Presente estudio |
| Nicaragua | 13 | Maes 1998 |
| Costa Rica | 41 | Kohlmann *et al*. 2019; presente estudio. |
| Panamá | 26 | Delgado y Curoe 2014 |
| Colombia | 26 | Escobar 2000 |
| Ecuador | 24 | Chamorro *et al*. 2019; Moctezuma y Halffter 2020c |
| Perú | 8 | Ratcliffe *et al*. 2015 |
| Brasil | 19 | Vaz-de-Mello 2000 |

**Cuadro 2.** Riqueza de especies por patrón de distribución de las especies mexicanas de *Onthophagus*.

| Patrón de distribución | Riqueza de especies |
|---|---|
| Paleoamericano de montaña | 57 |
| Paleoamericano tropical | 39 |
| Paleoamericano del Altiplano Mexicano | 14 |
| Paleoamericano mesoamericano | 7 |
| Paleoamericano bajacaliforniano | 1 |
| Desconocido | 2 |

**Cuadro 3.** Resumen de la distribución estatal de los *Onthophagus* de México. ¿?: registros dudosos, e: endémico.

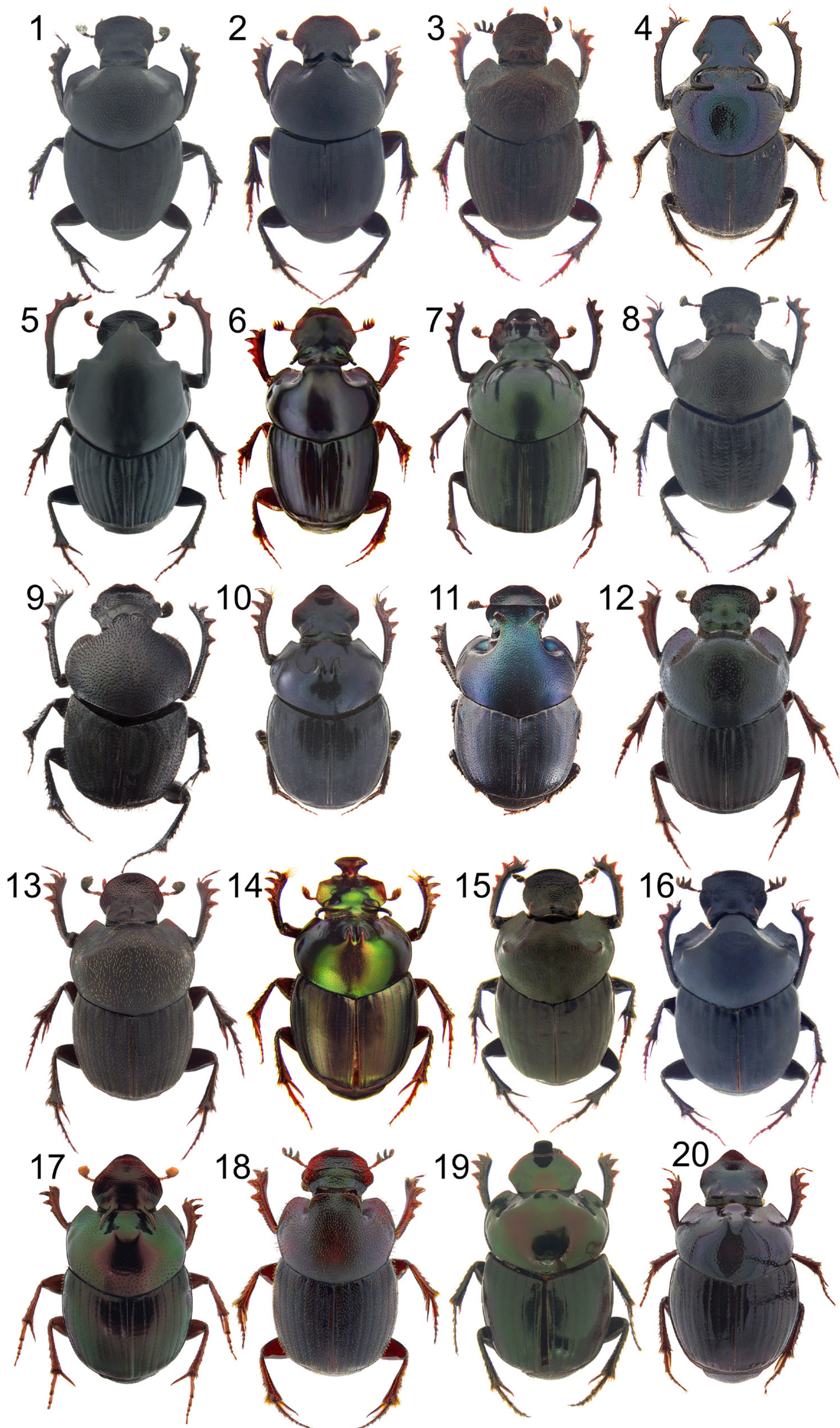
| Especie | AGS | BJS | CDMX | CAM | CHIS | CHIH | COA | COL | DGO | EMEX | GRO | GTO | HGO | JAL | MICH | MOR | NAY | NL | OAX | PUE | QR | QRO | SIN | SON | SLP | TAB | TAM | TLA | VER | YUC | ZAC |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *O. acuminatus* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | x | | |
| *O. alluvius* | | | | | | | | | | | | | x | | | | | x | x | x | | x | | | x | | x | | | | |
| *O. altivagans* | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | |
| *O. anewtoni* | | | | | x | | | | | | x | | | x | | ¿? | | | x | ¿? | | | | | | | | | | | |
| *O. anthracinus* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | x | x | | | | | | | | | x | | |
| *O. asperodorsatus* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | |
| *O. atriglabrus* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. aureofuscus* | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | x | x | | | | | | | | x | x | | |
| *O. aztecus* | | | x | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. bajacaliforniensis* | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. bassariscus* | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. batesi* | | | | x | x | | | x | | | x | | x | x | x | x | | | x | x | | | | | x | x | x | | x | x | |
| *O. belorhinus* | | | | | x | | | | | | | | x | | | | | | x | x | | | | | | | | | x | | |
| *O. bolivari* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | x | | | |
| *O. brachypterus* | | | | | | | | x | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. brevifrons* | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | |
| *O. browni* | | | | | | x | x | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. canelasensis* | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. canescens* | | | | | | | | | | x | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. carpophilus* | | | | x | x | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | ¿? | x | |
| *O. cartwrighti* | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. championi* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | x | | |
| *O. chevrolati* | | | x | | | | | | | x | | x | x | | x | x | | | | x | | x | | | | | | x | x | | |
| *O. chiapanecus* | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

| Especie | *O. chilapensis* | *O. chimalapensis* | *O. chinantecus* | *O. civitasorum* | *O. chryses* | *O. clavijeroi* | *O. coahuilae* | *O. cochisus* | *O. coproides* | *O. corrosus* | *O. coscineus* | *O. crinitus* | *O. cuboidalis* | *O. cuevensis* | *O. cyanellus* | *O. cyclographus* | *O. dubitabilis* | *O. durangoensis* | *O. etlaensis* | *O. eulophus* | *O. fuscus* | *O. gibsoni* | *O. gilli* | *O. guatemalensis* | *O. halffteri* | *O. hidalgus* | *O. hippopotamus* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ZAC | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | |
| YUC | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | |
| VER | | | | | x | | | | | x | | x | | | x | | | | | | | | | | x | | x |
| TLA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| TAM | | | | | | | | | | | | | | x | x | | | | | | | | | | | | |
| TAB | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | |
| SLP | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | x | |
| SON | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | |
| SIN | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | |
| QRO | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | |
| QR | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | |
| PUE | | | | | | e | | | | | | | x | | | | | x | | | | x | | | x | | x |
| OAX | | e | e | | x | | | | | x | | x | x | | x | x | | x | e | | | x | | x | | | |
| NL | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | |
| NAY | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| MOR | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | |
| MICH | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | x |
| JAL | | | | | | | | | | | | | | | | | x | x | | | x | | | | | | |
| HGO | | | | | | | | | | x | | | | | x | | | x | | | | ¿? | | | | x | |
| GTO | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| GRO | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | |
| EMEX | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x |
| DGO | | | | e | | | | x | x | | | | | | | | | x | | | x | | | | | | |
| COL | | | | | | | | | | | | | | | | | x | x | | | | | | | | | |
| COA | | | | | | | e | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | |
| CHIH | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| CHIS | | | | | | | | | | x | x | x | | | x | x | | | | | | | | x | | | |
| CAM | | | | | | | | | | | x | x | | | | x | | | | | | | | | | | |
| CDMX | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | x |
| BJS | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AGS | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | |

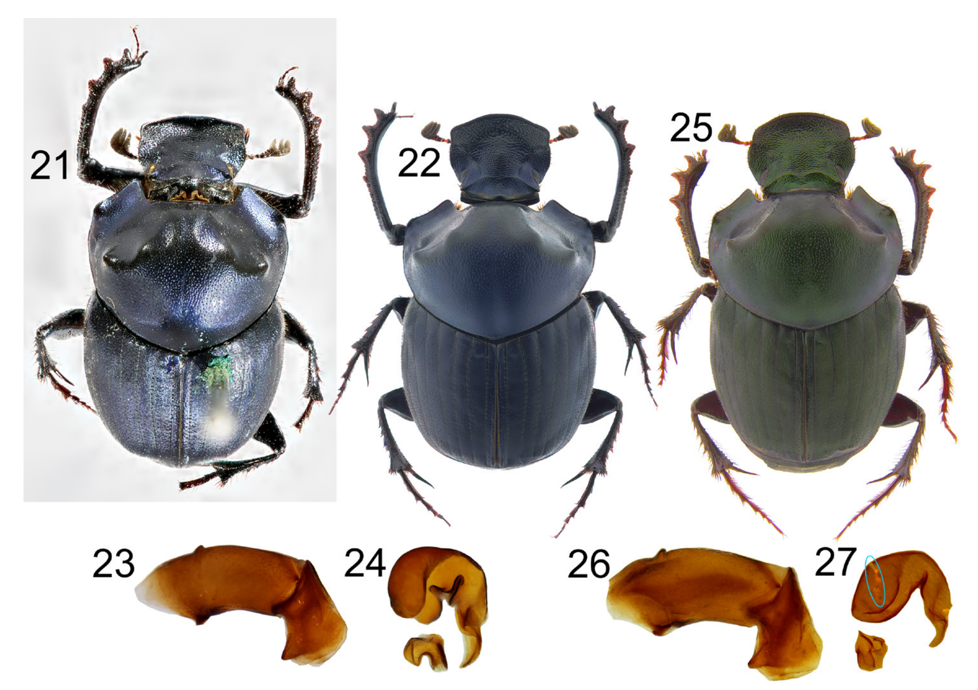
| Especie | AGS | BJS | CDMX | CAM | CHIS | CHIH | COA | COL | DGO | EMEX | GRO | GTO | HGO | JAL | MICH | MOR | NAY | NL | OAX | PUE | QR | QRO | SIN | SON | SLP | TAB | TAM | TLA | VER | YUC | ZAC |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *O. hoepfneri* | | | | | x | | | | | x | x | | | x | x | x | x | | x | x | | | | | | | | | x | | |
| *O. howdeni* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| *O. howdenorum* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| *O. igualensis* | | | | | x | | | | | x | x | | x | x | x | x | | | | x | ¿? | | | | | | | | x | ¿? | |
| *O. incensus* | | | | x | x | | | | | ¿? | x | | x | x | | x | | | x | | | x | | | x | | x | | x | | |
| *O. inecolorum* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | |
| *O. inflaticollis* | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. iodiellus* | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. istmenus* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| *O. ixtepecorum* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| *O. ixtlanensis* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| *O. jaliscensis* | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. landolti* | | | | x | x | | | | | | | | x | x | | | | | | | x | | | | | | | | x | x | |
| *O. lecontei* | x | | x | | | | | | x | x | | x | x | x | x | x | | x | x | x | | x | | | x | | | x | x | | x |
| *O. longecarinatus* | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | x | | | | | | | | | |
| *O. longimanus* | | | | x | x | | | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | x | | x | x | |
| *O. luismargaritorum* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | |
| *O. marginicollis* | | | | | x | | | | | | x | | | | | | | | x | | | | | | | | | | x | | |
| *O. mariozuninoi* | | | | | | | | | | x | | | | x | x | x | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. martinpierai* | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | x | | | | | | | | | | | |
| *O. mateui* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| *O. maya* | | | | x | x | | | | | | | | | | | | | | x | | x | | | | | | | | x | | |
| *O. mcclevei* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | |
| *O. mexicanus* | | | x | | | | | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | | x | x | | x | x | | x | | | x | x | | x |
| *O. mextexus* | | | | | | | | | | | | x | x | | | | | x | | x | | | | | x | | | | x | | |
| *O. moroni* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | |
| *O. mycetorum* | | | | | | | | | | x | | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. nasicornis* | | | | | ¿? | | | | | | | | x | | | | | | | x | | | | | | | | | x | | |

| Especie | AGS | BJS | CDMX | CAM | CHIS | CHIH | COA | COL | DGO | EMEX | GRO | GTO | HGO | JAL | MICH | MOR | NAY | NL | OAX | PUE | QR | QRO | SIN | SON | SLP | TAB | TAM | TLA | VER | YUC | ZAC |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *O. navarretorum* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. neofuscus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. neomirabilis* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. nitidior* |  |  |  |  |  |  |  | x | x | x | x |  |  | x | x | x | x |  | x |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. nudifrons* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. oaxacanus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. omiltemius* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. orizabensis* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |
| *O. padrinoi* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. parafuscus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |
| *O. pedester* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. petenensis* |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | ¿? |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. potosinus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |
| *O. pseudofuscus* |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. pseudoguatemalensis* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. pseudoundulans* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. retusus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  | x | x |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |
| *O. reyesi* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. rhinolophus* |  |  |  | x | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x | x |  |  |  |  |  | x |  |  | x |  |  |
| *O. rostratus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x | x |  | ¿? |  |  | x |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. rufescens* |  |  |  |  | x |  |  |  | x | x | x |  |  | x |  | x |  |  | x | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. sancristobalensis* |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. sanpabloetlorum* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. santamariensis* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. schaefferi* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |
| *O. semiopacus* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. sharpi* |  |  |  |  | x |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| *O. skelleyi* |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | e |  |  |  |  |  |  |  |  |  |

| Especie | AGS | BJS | CDMX | CAM | CHIS | CHIH | COA | COL | DGO | EMEX | GRO | GTO | HGO | JAL | MICH | MOR | NAY | NL | OAX | PUE | QR | QRO | SIN | SON | SLP | TAB | TAM | TLA | VER | YUC | ZAC |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *O. subcancer* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | x | | | | | | | | | x | | |
| *O. subopacus* | | | | | | | | | x | | | | | x | | | | | | | | | | x | | | | | | | |
| *O. tarascus* | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. totonicapamus* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. totonacus* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | |
| *O. undulans* | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. veracruzensis* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | x | | |
| *O. vespertilio* | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. villanuevai* | | | | | | | | | | | x | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. violetae* | | | | | x | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | ¿? | | |
| *O. viridichevrolati* | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *O. yucatanus* | | | | x | x | | | | | | | | | | | | | | | | x | | | | | | | | | x | |
| *O. zapotecus* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | e | | | | | | | | | | | | |
| Total de especies | 2 | 2 | 6 | 11 | 33 | 2 | 3 | 6 | 15 | 13 | 21 | 5 | 22 | 22 | 13 | 16 | 3 | 5 | 46 | 30 | 5 | 8 | 4 | 4 | 10 | 3 | 6 | 5 | 36 | 7 | 3 |




**Figuras 1–20.** Variabilidad de *Onthophagus* de México. Las especies presentadas fueron seleccionadas de acuerdo con su disponibilidad, y sus imágenes siguen un orden alfabético de forma descendente y de derecha a izquierda: **1.** *O. bajacalifornianus*. **2.** *O. cartwrighti*. **3.** *O. civitasorum*. **4.** *O. crinitus*. **5.** *O. halffteri*. **6.** *O. incensus*. **7.** *O. istmenus*. **8.** *O. inecolorum*. **9.** *O. lecontei*. **10.** *O. maya*. **11.** *O. mexicanus*. **12.** *O. moroni*. **13.** *O. pseudofuscus*. **14.** *O. rhinolophus*. **15.** *O. retusus*. **16.** *O. sancristobalensis*. **17.** *O. santamariensis*. **18.** *O. totonacus*. **19.** *O. villanuevai*. **20.** *O. yucatanus*. **4**, **10** y **20** fueron modificados de Capello y Halffter (2019).




**Figuras 21-27.** *O. cyanellus*: **21.** Lectotipo macho *major* (Volcán de Chiriquí, Panamá). **22.** Hábito dorsal de un macho *major* (Sierra de Talamanca, Costa Rica). **23.** Edeago (Sierra de Talamanca, Costa Rica). **24.** Endofalito copulador (arriba) y endofalito adicional medio (abajo) (Sierra de Talamanca, Costa Rica). *O. mesoamericanus* (Cedros, San José, Costa Rica): **25.** Hábito dorsal del holotipo macho *major*. **26.** Edeago. **27.** Endofalito copulador (arriba) y endofalito adicional medio (abajo), la elipse azul indica el área del lóbulo derecho que fue dañada durante la disección y preparación original del endofalito copulador. El daño en esta estructura fue previamente reportado por Halffter *et al*. (2019).




**Figura 28.** Holotipo de *O. nudifrons*, actualmente depositado en el Národní Muzeum de Praga, República Checa (cortesía de Jiří Hájek).